





I-Bouvier



430.4 378 1902 Moll. Respectuery Manuage des Chicago

L'organisation et les affinités
des Gastéropodes primitifs
d'après l'Étude anatomique

DU

Pleurotomaria Beyrichi

PAR

MM. E.-L. BOUVIER et H. FISCHER

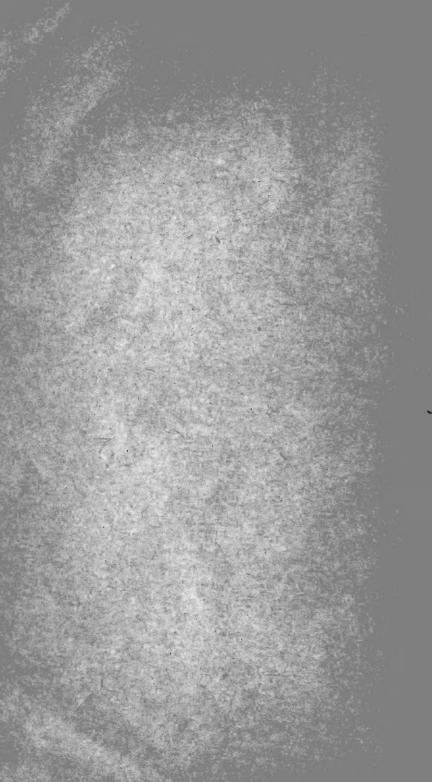
Peid Dec 22/03

PARIS

1902



To Line 1 



## L'ORGANISATION ET LES AFFINITÉS DES GASTÉROPODES PRIMITIFS D'APRÈS L'ÉTUDE ANATONIQUE DU PLEUROTOMARIA BEYRICHI

par E.-L. Bouvier et H. Fischer.

## Introduction.

Depuis que les idées évolutionnistes ont acquis libre cours dans la science, les zoologistes de tout ordre se sont efforcés de jeter quelque lumière sur les affinités des divers groupes du règne animal, et les nombreux travaux qu'ils ont publiés à cet effet permettent largement d'espérer que ces questions de première importance ne resteront pas toujours obscures. Mais si les résultats jusqu'ici obtenus sont des plus encourageants, il s'en faut qu'ils approchent, même de loin, du but vers lequel tendent les recherches scientifiques. On est parvenu sans doute à saisir, dans presque tous les embranchements, les liens plus ou moins etroits qui rattachent entre elles les subdivisions d'importance secondaire; dans beaucoup de cas,

les affinités de famille à famille, d'ordre à ordre, ne sont plus un mystère; mais il n'en est plus de même lorsqu'on arrive aux classes et aux embranchements, c'est-à-dire aux groupes d'ordre supérieur. Ici, presque partout, règnent encore les ténèbres les plus complètes et ce n'est que par des hypothèses ingénieuses, mais insuffisamment appuyées, qu'on arrive à masquer les lacunes fondamentales de nos connaissances.

Dire que ces lacunes disparaîtront toutes à bref délai serait certainement bien téméraire, mais il est certain que pour les combler, la méthode la plus rationnelle consiste à faire l'étude, aussi approfondie que possible, des têtes de classes et d'embranchements, c'est-à-dire des formes les plus primitives qui se rangent dans ces groupes primordiaux. C'est ainsi, par exemple, qu'on est en droit d'attendre beaucoup des *Peripatus* pour dissiper les nuages qui règnent sur l'origine des Arthropodes, et qu'on peut compter sur l'étude des Trilobites, des Phyllopodes et des Limules pour rattacher au même phylum les Arachnides et les Crustacés.

Pour les animaux à corps mou et sans test, qui ne paraissent pas avoir laissé de traces dans les terrains sédimentaires, cette étude restera longtemps, sinon toujours, hérissée de difficultés particulières, à cause de l'absence de documents paléontologiques; mais il n'en est plus de même pour les formes dont les représentants anciens se sont conservés à l'état fossile et continués jusqu'à nous.

Dans le mémoire que nous présentons aujourd'hui au public scientifique, nous avons voulu tenter un essai de ce genre en ce qui concerne les Mollusques et jeter quelque lumière sur l'origine et les affinités des Gastéropodes qui forment une classe des plus vastes dans ce riche embranchement. Pour arriver à notre but, nous nous sommes adressés aux Pleurotomaires, Gastéropodes rarissimes, mais à coup sûr fort intéressants à cause de leur

très grande ancienneté. On sait, en effet, que leur trace a été signalée, avec les premiers Trilobites (Olenellus), dans les niveaux fossilifères les plus inférieurs (infracambrien), qu'ils étaient fort nombreux aux époques paléozoïques et qu'ils ont ensuite perdu progressivement de leur importance, non sans laisser parvenir jusqu'à nous quelques-unes de leurs espèces.

Les Pleurotomaires de l'époque actuelle appartiennent aux cinq espèces suivantes : Pleurotomaria Adansoniana Cr. et Fisch., Pl. Quoyana Fisch. et Bern., Pl. Rumphii Schep., Pl. Beyrichi Hilg. et Pl. Salmiana Rolle (899) (1); les deux premières ont été trouvées dans les mers caraïbes, la troisième provient des Molugues, la quatrième et la cinquième des mers du Japon. Depuis 1855, époque où fut découverte la première espèce (le Pl. Quoyana), jusqu'en 1879, on ne les a connus que par leurs coquilles; mais en 1879-80, M. Alexandre Agassiz, à bord du Blake, eut l'heureuse fortune de capturer quelques spécimens vivants des deux espèces caraïbes. M. W.-H. Dall a donné, en 1889, une courte description morphologique de ces exemplaires et brièvement fait connaître leur radule. Grâce à la générosité de M. Agassiz, nous avons pu, en 1898, étudier assez complètement le système nerveux d'un spécimen de Pl. Quoyana et décrire son appareil radulaire. En 1897, un exemplaire vivant de Pl. Beyrichi, fut recueilli dans les mers du Japon et étudié en quelques lignes par M. K. Mitsukuri (897); tout récemment le regretté zoologiste M. F. Woodward (901) a publié l'anatomie de la même espèce. A cela se borne la bibliographie des Pleurotomaires en ce qui concerne la morphologie et l'organisation de l'animal. Pour de plus amples détails et pour toute la partie ayant trait à la coquille et aux fossiles, nous ren-

<sup>(1)</sup> Les numéros renvoient à la liste bibliographique publiée à la fin du présent mémoire; les chiffres qui suivent parfois les numéros imprimés en caractères gras indiquent la pagination.

voyons à notre mémoire de 1898, qui a exposé ces questions d'une manière fort complète (898).

Nos recherches anatomiques sur le Pl. Quoyana ont, à cause de l'importance du sujet, vivement attiré l'attention des zoologistes et des paléontologistes. Mais elles étaient bien insuffisantes, car nous avions dû les limiter à la tête et au pied de l'animal, seules parties qui résistèrent à la traction quand notre spécimen fut retiré de sa coquille. Aussi avons nous souvent fait des vœux pour qu'un généreux zoologiste, suivant l'exemple de M. Agassiz, nous mît à même de pousser plus loin notre travail. Faut-il dire que le sort nous a libéralement servis? M. Ph. Dautzenberg, qui avait bien voulu s'intéresser à nos études et suivre nos recherches, ne laissa pas échapper une occasion de nous satisfaire; quelques exemplaires vivants de Pl. Beyrichi ayant été capturés depuis l'année 1897, le savant malacologiste a bien voulu en acquérir un à notre intention et nous remettre l'animal qu'il en avait extrait. La pièce était fort belle, quoique gravement déchirée dans la région du rein droit, et en grande partie privée de son tortillon. Il v avait là tous les éléments d'une anatomie presque complète de l'animal. En possession d'un matériel aussi précieux, nous avons mis tous nos soins et tous nos efforts pour mener à bien l'étude simultanée de tous les organes. Ce n'était pas chose facile, car le moindre coup de scalpel pouvait causer des désastres irréparables. On jugera peut-être que nous avons été, sinon très habiles, du moins très heureux; nos recherches anatomiques renferment peu de lacunes et celles qu'elles laissent subsister proviennent, pour la plupart, des lésions qu'avait antérieurement subies notre spécimen. Aussi est-ce avec un vrai plaisir et une profonde reconnaissance que nous dédions ce travail à M. Dautzenberg; il nous est agréable de penser que l'habile malacologiste pourra juger favorablement nos efforts et se féliciter d'avoir, une fois de plus, fait

avancer de quelques pas la science qu'il cultive avec tant de succès.

Grâce aux recherches que nous avions effectuées antérieurement sur le Pl. Quoyana, nous avons pu comparer, en ce qui concerne le système nerveux, l'espèce caraïbe avec l'espèce japonaise. Il y a identité presque absolue entre les deux formes et cela donne une réelle importance à un point de nos premières recherches sur lequel, par prudence, nous n'avions pas cru devoir insister. Nous voulons parler des origines de la commissure viscérale qui, chez les autres Gastéropodes, se trouvent dans les ganglions palléaux, tandis qu'elles sont situées, dans les Pleurotomaires, sur les connectifs cérébro-palléaux, plus ou moins près des ganglions cérébroïdes. Ce n'est point là, comme on aurait pu le croire, une disposition accidentelle ou spécifique; elle est propre aux Pleurotomaires et, comme nous l'établirons plus loin, rapproche ces animaux des Chitonidés. Ce caractère primitif du genre est d'ailleurs, on le verra, parfaitement concordant avec d'autres non moins singuliers, de sorte qu'il nous sera permis de dire, par anticipation, que les Pleurotomaires rattachent les Gastéropodes, sinon aux Chitonidés, du moins à des formes chitoniennes primitives qui devaient tenir le milieu entre les Placophores et les Amphineures dépourvus de coquille.

Note additionnelle. — Ce mémoire était en grande partie rédigé lorsque nous avons eu connaissance de l'important travail (901) sur l'anatomie du Pl. Beyrichi, qui venait d'être publié par un naturaliste plein d'avenir, Martin Fountain Woodward, dont la mort tragique a laissé d'unanimes regrets dans le monde scientifique. Afin de ne pas remanier notre manuscrit, nous avons comparé nos résultats à ceux de M. F. Woodward dans des paragraphes spéciaux ajoutés à chacun de nos chapitres. Cette méthode d'exposition ne peut avoir que des avantages, car l'auteur anglais est le seul, avec nous, qui ait étudié l'anatomie des

Pleurotomaires, abstraction faite des notions succinctes qu'on doit à M. Dall, sur les Pleurotomaires caraîbes.

M. F. Woodward a été singulièrement plus favorisé que nous; grâce au zèle et à la libéralité scientifique de M. le Professeur E. Ray Lankester, Directeur du British Museum, il a pu disposer de deux exemplaires entiers et des fragments d'un troisième. Jamais pareille fortune, jusqu'ici, n'était échue à un zoologiste. Mais nous avions pour nous une longue expérience de l'anatomie des Mollusques, et si les zoologistes trouvent quelque intérêt à notre mémoire, ils l'attribueront sans doute à cette circonstance favorable.

## Description de l'extérieur

L'animal, tel qu'il a été extrait de sa coquille, est représenté pl. II, fig. 2-3, et pl. III, fig. 4,7en grandeur natu-



Fig. A. — Animal de Pleurotomaria Beyrichi, vu du côté dorsal pour montrer l'échancrure palléale.

relle. L'action de l'alcool ne l'avait que faiblement contracté. Le bord du manteau était endommagé en arrière, mais on voyait fort bien, en avant, l'échancrure large et peu profonde qui correspond à la courte fissure de la coquille (fig. A). En écartant les deux bords de cette échancrure, on apercevait l'extrémité libre des branchies (pl. II, fig. 3): ces organes, ainsi que le manteau, étant décrits plus bas en détail, nous ne faisons que les mentionner ici.

Le musie est proéminent; on remarque, de chaque côté, les deux tentacules, près de la base desquels se voient les yeux, placés sur une

légère saillie des téguments. Chaque œil est constitué

par une petite fossette pigmentée, ouverte à l'extérieur.

Les téguments de la région supérieure de la tête sont à peu près lisses, ou du moins ne présentent que des plis transversaux dus sans doute, en partie, à l'action de l'alcool; dans sa partie supérieure, le musle montre quelques traces d'une structure chagrinée qui s'accentue sur sa face inférieure; la peau des tentacules présente une structure analogue, quoique peu marquée.

Les téguments des parties latérales de la tête et du pied sont irrégulièrement granuleux, grâce à la présence de nombreuses papilles arrondies et serrées; au-dessus des replis épipodiaux, ces granulations disparaissent et les téguments reprennent sensiblement le même aspect que sur la partie supérieure du musse.

Le bord antérieur du pied est dédoublé par suite de la présence d'un sillon, profond environ de 2 millimètres sur la ligne médiane, et s'atténuant progressivement à droite à et gauche de manière à disparaître sur les côtés; ce sillon est l'homologue de celui qui existe au même endroit chez un grand nombre de Gastéropodes (F. Houssay, 884).

Les replis épipo liaux ne commencent que fort loin en arrière des tentacules, ainsi qu'on le voit sur les figures 2 et 4: pas plus que chez le *Pl. Quoyana*, nous n'avons trouvé ici rien qui représente la partie de l'épipodium si développée dans la région de la tête, chez les Trochidés.

Le bord de l'épipodium ne porte que de très petites papilles serrées, qui paraissent disposées sur une seule rangée; elles sont de très petite taille, inférieures même aux plus grosses des granulations qui tapissent les parties latérales du pied.

Les deux replis épipodiaux, après avoir suivi un trajet parallèle, se rapprochent en arrière de l'opercule et s'étendent au delà jusque vers l'extrémité postérieure du pied: Dans cette région, ils délimitent une aire vaguement triangulaire, analogue à celle décrite par M. W. H. Dall chez le *Pl. Adansoniana* et le *Pl. Quoyana*. Cette aire présente, comme dans la première espèce, un sillon profond qui court le long de son axe; en écartant les deux lèvres de ce sillon, on aperçoit sur les faces internes de ces lèvres des replis onduleux, très serrés, irréguliers, ayant une direction générale transversale (fig. B).

L'opercule (pl. II, fig. 2 et fig. B) adhère au lobe opercu-



Fig. B. — Région moyenne dorsale du pied, montrant le début du sillon postérieur et le lobe operculigère (l. op). A droite l'opercule est figuré séparément, grossi 1 fois 1/2.

ligère qui n'est libre que sur une faible étendue en arrière et du côté droit (fig. B, l. op.). Il est assez résistant, relativement épais, constitué par une substance cornec translucide, d'un jaune sale. Le nombre de ses tours de spire est très difficile

à préciser: à partir de l'extrémité périphérique de la spire, nous avons pu suivre 13 tours complets; la fin du 12e tour arrive à une distance d'environ 0mm,3 du centre de l'opercule, qui est occupé par une dépression d'environ 0mm,6 de diamètre. Au delà du 13e tour, nous avons reconnu que les tours de spire continuent, sans qu'il nous ait été possible de les évaluer numériquement. Le nombre total de ces tours doit être voisin de 20. La surface externe porte, sur chaque tour, des stries d'accroissement obliques, irrégulières; la surface interne ne montre pas trace de spire ni de stries d'accroissement. Le diamètre maximum de l'opercule (12 millimètres) est peu différent du diamètre (7 millimètres) de celui du Pleurotomaria Quoyana (Dall, 889, 398); au contraire, le Pl. Adansoniana possède un opercule beaucoup plus développé, ayant jusqu'à 54mm de

diamètre (Dall, 889, 402); un autre caractère rapproche l'opercule du *Pl. Beyrichi* de celui de la première espèce : c'est l'épaississement qu'on observe sur son bord externe, lorsqu'on l'examine par sa face interne; au contraire, l'opercule du *Pl. Adansoniana* a le bord mince.

La faible dimension de l'opercule du *Pl. Beyrichi* et du *Pl. Quoyana* est très surprenante : il est évident que cet organe ne contribue pas ici d'une manière sensible à protéger l'animal lorsque celui-ci est retiré dans sa coquille : il ne joue donc, dans ces deux espèces, qu'un rôle effacé et il est tout indiqué de le considérer comme un organe en voie d'évolution (ou de régression).

Après cet exposé de nos observations sur les caractères extérieurs de l'animal, il convient de rappeler celles qui ont été faites antérieurement par d'autres auteurs. M. K. Mitsukuri (897, 67) a fourni quelques indications sur la coloration des téguments, d'après un exemplaire vivant de la même espèce : la sole pédieuse est jaune paille, les côtés du pied sont marqués de taches et de traînées carmin foncé sur fond orangé; le musle est uniformément rouge-carmin foncé. Le même auteur a constaté que les lobes épipodiaux sont très allongés à l'état de vie et qu'ils s'appliquent sur la coquille. Nos figures 2 et 4, exécutées d'après un individu contracté par l'alcool, ne donnent donc qu'une idée très fausse des rapports mutuels de ces lobes. M. W. H. Dall (889, 398) avait déjà observé antérieurement, chez le Pl. Quoyana, une disposition similaire des replis épipodiaux qui sont minces et proéminents, et viennent, comme le manteau, s'appliquer contre la coquille. Ces deux observations concordantes montrent donc bien que les replis épipodiaux des Pleurotomaires se comportent tout autrement que chez les Trochidés, chez lesquels ils s'épanouissent librement dans l'eau, sans toucher la coquille.

M. F. Woodward (901, 217), qui a eu précisément entre

les mains le spécimen observé par M. Mitsukuri, a donné dans son travail une bonne description de l'extérieur de l'animal; l'auteur anglais, frappé par la petitesse de l'opercule, qu'il considère comme en voie de disparition, a suggéré une intéressante hypothèse, d'après laquelle le rôle principal de cet organe, chez le *Pl. Beyrichi*, serait de protéger la surface supérieure du pied contre le frottement de la coquille, qui s'appuie précisément sur cette région, lorsque l'animal est en extension.

La réduction de l'opercule n'est pas un fait très rare chez les Diotocardes: on sait que le genre Stomatella présente à ce sujet des variations assez étendues; mais il est très difficile, dans l'état actuel de nos connaissances, de préciser le sens de l'évolution de l'opercule chez des formes telles que les Pleurotomaires, c'est-à-dire de déterminer s'il s'agit d'un organe en voie de développement ou au contraire d'un organe en voie de disparition. Dans le premier cas, l'hypothèse de M. F. Woodward pourrait dans une certaine mesure expliquer mécaniquement la production de l'opercule à un moment où il est encore trop réduit pour jouer le rôle d'obturateur; dans le second cas, la même hypothèse explique encore, et c'est dans ce sens que son auteur l'a présentée, le maintien de cet organe dans une forme où il est en voie de disparition.

Nous nous abstenons de discuter plus longuement cette question qui peut faire surgir de nombreuses hypothèses, et nous nous contentons de faire remarquer que nous ne savons rien sur l'opercule des Pleurotomaires des terrains anciens : peut-être possédaient-ils un opercule de grandes dimensions, qui serait en voie de disparition chez les formes actuelles.

Quoi qu'il en soit, il est intéressant de noter la grande différence que présentent, au point de vue de l'opercule, les Pleurotomaires où cet organe est plus ou moins réduit, et les Trochidés où il est normalement développé.

## La chambre palléale et ses organes.

M. Dall a succinctement étudié la chambre palléale dans les deux espèces caraîbes; la description qu'il en fait étant assez peu concordante avec les observations que nous avons faites sur le *Pl. Beyrichi*, il ne sera pas inutile, croyons-nous, d'en donner ici la traduction complète.

1º Pl. Quoyana. — L'auteur américain ne consacre qu'un petit nombre de lignes à cette espèce : « Le manteau est mince, dit-il, et son bord ressemble à celui de l'épipodium; mais, à l'état conservé, les diverses papilles de sa frange paraissent un peu plus grandes et plus fortes. Sur l'animal vivant, elles s'étendent le long du bord de l'échancrure (de la coquille), et sont visibles de l'extérieur..... Rien ne subsistait des branchies et les lobes antérieurs du manteau persistaient seuls, l'apparence qu'ils avaient pendant la vie ayant été conservée par des dessins effectués d'après l'animal vivant. » (889, 398, 399, et pl. 29, fig. 1).

2º Pl. Adansoniana. — M. Dall insiste plus longuement sur la chambre palléale de cette espèce (889, 401, 402, pl. XXX, fig. 1-5). « Les lobes du manteau, dit-il, correspondent à la forme de la coquille; ils sont unis, sauf sur les bords, où ils sont munis de papilles serrées qui sont petites, mais de dimensions diverses; ces papilles ne sont pas disposées en séries, ou, si elles sont régulières, il y en a plus d'une rangée. Cette frange s'étend tout autour sur le bord palléal, et des deux côtés de l'échancrure jusqu'à sa commissure postérieure, vers laquelle les papilles deviennent plus petites et plus rares. Au fond de la commissure, quelques-unes des papilles m'ont paru, au premier examen, être séparées par une lacune (gap), de celles du côté opposé, mais un examen ultérieur me conduit à

croire que ceci est accidentel. A l'intérieur de la chambre palléale, et sur la surface interne du manteau, assez près de la jonction de cette dernière avec le dos, se trouvent les branchies. Celles-ci consistent en deux séries de folioles aplaties situées de chaque côté d'un bourrelet cutané uni contenant les vaisseaux branchiaux, bourrelet qui s'étend parallèlement à la fente de la coquille, depuis un point situé près du bord antérieur du manteau, jusqu'à l'extrémité postérieure de la fente. Une section en est donnée dans le diagramme de la page 434. L'extrémité antérieure du bourrelet est, sur une coarte longueur, indépendante de la surface palléale et se termine en une pointe aiguë sur laquelle les folioles branchiales diminuent progressivement de dimension, leur série externe s'étendant un peu plus loin que la série interne. A la base de cet angle libre est un petit renslement cutané juste en dedans duquel, vers la ligne médiane, est un petit organe hémisphérique proéminent qui paraît être un osphradium ou, du moins, de nature sensorielle. Dans le spécimen (b) conservé, il y a quatre feuillets branchiaux sur la longueur d'un millimètre; la double série mesure environ 45mm de longueur (dans le spécimen a, 81<sup>mm</sup>,5), de sorte que chaque branchie (dans le spécimen b) contient environ 360 folioles simples, qui mesurent individuellement environ 3mm,5 de long sur 1mm, 2 de large à la base. La partie libre de la branchie s'étend sur une longueur de huit millimètres environ.

« ... La terminaison de l'intestin était conservée ; elle forme une courbe sigmoïde à la surface du manteau, en arrière de la commissure anale, où elle mesure (spécimen b) un peu plus de  $2^{\rm mm}$  de diamètre, puis s'atténue graduellement en pointe obtuse. Les sept ou huit millimètres terminaux de sa longueur sont libres et, sur l'animal vivant, il peut sans doute faire saillie au dehors de la coquille à travers la fente, pour expulser les fœces.

» Immédiatement au-dessous (underneath) de cette partie de l'intestin proémine de chaque côté une grosse glande ou une paire de glandes qui se rencontrent sur la ligne médiane, sous la forme d'une masse lobée ayant grossièrement l'apparence d'un trèfle, à surface irrégulière et radialement rugueuse, dans laquelle les dépressions ressemblent assez à de petites fossettes oblongues. Là dedans et près du bord palléal, on voit de chaque côté de la commissure une saillie oblongue portant un orifice oblique, apparemment l'orifice de ces glandes qui doivent avoir, je suppose, une fonction rénale ».

Description. — 1º Le manteau et la chambre palléale. — La partie libre du manteau est, comme dans les autres Gastéropodes à coquille turriculée, très courte du côté inférieur, c'est-à-dire dans la partie columellaire située en avant de l'opercule; elle avait été arrachée en ce point, dans sa région médiane, quand, par traction, l'animal fut retiré de sa coquille. Comme de coutume aussi, cette partie libre devient de plus en plus longue à mesure qu'on avance du côté dorsal, où elle finit par se développer démesurément en arrière, pour former le plafond de la chambre palléale.

Par dessous et sur les côtés, le bord libre du manteau décrit une courbe régulière et entoure le corps de l'animal en arrière de la tête et de la naissance du pied; mais en dessus, ce même bord s'infléchit postérieurement et forme un vaste sinus à concavité antérieure (fig. A). Ce sinus est, dans l'espèce qui nous occupe, l'unique représentant de la fissure palléale caractéristique des Pleurotomaires; toutefois, il est loin de ressembler à une fente, car il a sensiblement la forme d'une demi-circonférence dont le rayon serait d'environ un centimètre, et son ouverture antérieure embrasse presque toute la largeur du dos. Il est probable que l'animal vivant avait la faculté, par contraction, de transformer ce sinus en une fente et d'appli-

quer les bords de celle-ci contre les bords de la fente coquillière; le sinus, dès lors, se comporterait comme la fente palléale du Pl. Adansoniana et du Pl. Quoyana, telle que l'a représentée M. Dall (889); mais comme la fente coquillière de notre espèce est notablement plus courte que celle des deux espèces caraïbes, il y a lieu de croire que la disposition précitée ne doit pas être permanente dans le Pl. Beyrichi. En tous cas, il est permis d'affirmer que, dans cette espèce, la fente palléale se réduit beaucoup et tend à se transformer en une large échancrure. Ce caractère est évidemment lié à la réduction considérable de la fissure coquillière; à ce point de vue, par conséquent, le Pl. Beyrichi paraît se rapprocher nettement des Diotocardes monobranches.

Le bord libre du manteau est partout occupé par des papilles digitiformes très saillantes qui forment une bande marginale plus ou moins large. Sur toute l'étendue de cette bande, les papilles sont multiples dans le sens transversal, mais ne présentent aucun groupement régulier en séries; pourtant celles du bord interne, qui sont toujours les plus longues et les plus fortes, se groupent en une rangée longitudinale assez distincte. En dehors de cette rangée, les papilles deviennent progressivement et rapidement de plus en plus petites, elles s'entremèlent sans aucun ordre et au bord externe de la bande se réduisent à des dimensions presque imperceptibles, encore que leur ensemble se détache nettement sur la surface externe unie de la collerette palléale. C'est sur les bords de l'échancrure antérieure du manteau, et sensiblement vers le milieu de ces bords, que les papilles atteignent leurs plus grandes dimensions et donnent à la bande sa largeur maximum. En cet endroit, on en compte 5 ou 6 au moins dans le sens transversal et les plus grandes ont à peu près 1 mill. de longueur. Les papilles se réduisent un peu sans cesser d'être aussi nombreuses, à mesure qu'on s'éloigne du

milieu des bords de l'échancrure; elles sont très sensiblement moins fortes au fond de celle-ci où, d'ailleurs, la bande qu'elles constituent ne présente aucune solution de continuité. En dehors de l'échancrure, les papilles deviennent progressivement plus petites, moins serrées et surtout moins nombreuses dans le sens transversal; on arrive ainsi à la partie inférieure de la collerette où elles sont grêles, inégales, très réduites et où elles ne forment plus qu'une seule rangée.

La chambre palléale (pl. II, fig. 1) (1) est très allongée; dans notre animal, elle ne mesure pas moins de 54 mill. de longueur depuis le milieu de la corde qui réunirait les deux extrémités du sinus palléal, jusqu'à son cul-de-sac postérieur qui avoisine le cœur; elle est partout relativement étroite, mais pourtant s'élargit un peu d'arrière en avant, comme la convexité dorsale qui lui sert de plancher. Le manteau s'attache sur les deux bords de cette dernière, sauf en avant où, comme nous l'avons vu, il devient libre en arrière de la tête et de la naissance du pied, pour former la collerette palléale. Le plafond de la chambre est formé par le manteau; il présente par conséquent une large échancrure antérieure qui est due au sinus palléal.

2º Les organes de la chambre palléale. — Le plancher de la chambre ne présente rien de particulier; il est simplement formé par le dos très convexe de l'animal; nous verrons bientôt que le rein droit s'y prolonge très loin en avant, à droite de l'œsophage; mais comme ce prolongement rénal est caché sous des téguments épais, il reste

<sup>(1)</sup> Cette figure représente la chambre palléale ouverte. On a commencé l'incision par son extrémité postérieure, en fendant le manteau le long de son bord gauche. Vers l'extrémité antérieure, au lieu de poursuivre la section dans la même direction on a rejoint, par une incision transversale remontant vers la droite, l'extrémité postérieure et médiane du sinus palléal. Le manteau a été ensuite rabattu à droite, pour montrer tous les organes visibles sur son plafond.

complètement dissimulé tant qu'on n'a pas ouvert, par la dissection, la cavité antérieure du corps.

Le plafond de la chambre est plus complexe et plus intéressant. Un peu à droite de la ligne médiane, trois fois plus loin de la branchie gauche que de la branchie droite, il est occupé par le rectum (Rect.) qui vient se terminer un peu en avant du milieu de la longueur de la chambre. c'est-à-dire à une très grande distance du bord antérieur du manteau. Dans le Pl. Adansoniana, d'après M. Dall (889, 402), la terminaison du rectum se trouve au voisinage même du bord palléal de sorte que, sous ce rapport, le Pl. Beurichi se rapproche bien plus des Diotocardes monobranches. D'ailleurs ce n'est point là, tant s'en faut, la seule différence que présente le rectum dans les deux espèces. On a vu plus haut (Dall, 889, 402) que le rectum du Pl. Adansoniana s'atténue progressivement en avant et se termine par une pointe libre conique à l'extrémité de laquelle se trouve l'anus ; dans le Pl. Beyrichi, au contraire, la partie palléale du rectum se dilate un peu en avant du milieu de sa longueur, puis se rétrécit légèrement et enfin se dilate en une demi-sphère saillante, qui porte l'orifice anal entouré de plissements radiaux. Pas de rétrécissement rectal en ce point, et pas de pointe libre saillante; ici encore, notre Pl. Beurichi se rapproche très évidemment des Diotocardes monobranches.

A l'extrémité postérieure du plafond palléal, le rectum passe entre les deux reins; on le voit émerger ensuite, côtoyer le bord gauche du conduit rénal droit, puis se prolonger en avant parmi les tissus très vascularisés qui constituent le plafond de la cavité palléale.

La partie du rein gauche (R. g.) qui apparaît sur le plafond de la chambre palléale est d'un jaune rougeâtre, convexe en arrière et presque rectiligne en avant, d'ailleurs parfaitement lisse et dépourvue d'anfractuosités. Vers le milieu de son bord antérieur, elle présente une légère saillie à deux lèvres, entre lesquelles se voit la fente rénale  $(\rho g)$ , qui est obliquement dirigée d'avant en arrière.

Quant au rein droit, qui est fort développé, il se dissimule complètement sous le revêtement cutané qui forme le toit de la cavité antérieure du corps; au fond de la chambre où les téguments sont plus minces, et surtout dans la région péricardique, on apercoit par transparence ses trabécules, qui ont une teinte d'un jaune terreux très caractérisée. Comme nous le dirons plus loin (voir l'appareil rénal) nous considérons comme le canal afférent du rein droit un large canal à parois minces (R. d.), situé en arrière du plafond palléal, entre le rectum qui le côtoie et la saillie convexe du dos. L'extrémité antérieure de ce canal avait été arrachée en même temps qu'un étroit lambeau contigu du plafond palléal, de sorte que nous n'y avons pas vu d'orifice naturel; mais nous sommes presque convaincus qu'il doit en exister un à cette place (od) et que cet orifice n'est rien autre chose que celui du rein droit (1).

Dans sa moitié antérieure, à une faible distance du dos, le plafond palléal donne attache aux deux branchies bipectinées (branchie droite,  $Br.\ dr.$ ; branchie gauche,  $Br.\ g.$ ), qui sont dirigées d'avant en arrière et qui occupent une position très sensiblement symétrique. Elles se terminent en avant par la pointe libre normale qui, dans l'animal contracté que nous étudions, faisait nettement saillie sur les bords du sinus palléal. A la base de cette pointe, le raphé charnu qui porte chaque branchie présente en dedans une saillie volumineuse qui recouvre, comme nous le verrons plus loin, le volumineux ganglion branchial.

<sup>(1)</sup> Comme on le verra plus loin, M. F. Woodward a, en effet, trouvé l'orifice rénal droit à l'extrémité de ce conduit; il a décrit en outre une autre partie fort importante du rein droit, située en arrière du péricarde et qui avait été détruite dans notre spécimen.

Les branchies sont beaucoup plus réduites que dans les autres Diotocardes et, en arrière, dépassent de 6 à 7 mill. seulement le niveau transversal où se trouve l'anus, c'est-à dire le milieu de la longueur de la chambre palléale; la branchie droite est légèrement plus petite que la gauche et se trouve par conséquent aux premiers stades d'une atrophie qui, en s'accentuant, conduira aux Diotocardes monobranches.

A l'extrémité postérieure de chaque branchie, le raphé branchial se prolonge en dedans et en arrière sous la forme d'un repli lamelleux qui vient, en s'atténuant peu à peu, rejoindre le rectum; comme nous le verrons plus loin, ce repli renferme la veine branchiale afférente. L'extrémité postérieure de la branchie droite étant très voisine du rectum le repli (a) qui la continue est naturellement assez court et vient se fixer aux parois rectales à une faible distance de l'anus (à 8 mill. environ). A l'extrémité postérieure de la branchie gauche, la disposition devient un peu plus compliquée à cause du grand éloignement du rectum; le repli (β) se dirige encore obliquement en dedans et en arrière (1) mais comme il est beaucoup plus long il cesse bientôt de contenir la veine afférente (v. aff.) et alors s'abaisse et s'atténue beaucoup, pour atteindre la paroi rectale un peu en arrière du repli précédent. Nous reviendrons plus loin sur cette disposition curieuse, à cause de l'intérêt qu'elle présente pour expliquer la chambre branchiale des autres Prosobranches diotocardes.

En dehors des organes précédents, la face interne du plafond palléal est partout recouverte d'un tissu épithélial plus ou moins muqueux et richement vascularisé. Pourtant, cette différenciation particulière ne se produit pas dans

<sup>(1)</sup> Il faut tenir compte, en examinant ce repli sur la fig 1, de la section qui l'a séparé en deux parties; les deux astérisques \* indiquent les deux parties séparées par la section.

l'espace réduit qui sépare les branchies des parois du corps, dans une étroite marge localisée contre les papilles du bord palléal et sur toute la partie du manteau qui se trouve en avant du frein de la pointe branchiale gauche. Vers la pointe branchiale droite, il y a tous les passages entre la structure normale du manteau et la structure différenciée. En étudiant la respiration et la circulation des Pleurotomaires, il y aura lieu de revenir, comme il convient, sur les caractères et le rôle important des parties différenciées du plafond respiratoire; nous nous bornerons à dire, pour le moment, que ces parties sont loin d'avoir partout la même structure, qu'elles sont essentiellement muqueuses et offrent une surface à peu près unie entre le rein et le repli branchial gauche, qu'elles deviennent richement vasculaires et très anfractueuses en avant de l'anus, et qu'il y a passage progressif d'une zone à l'autre dans l'espace compris entre l'anus et le repli branchial gauche. La zone antérieure ressemble tout-à-fait, par son aspect extérieur, à un poumon d'Helix, comme on peut s'en convaincre par un coup d'œil sur la fig. 4; c'est d'elle évidemment que M. Dall a voulu parler quand il décrivait sur la partie antérieure du plafond palléal des organes glanduleux « à surface irrégulière et radialement rugueuse, dans laquelle les dépressions ressemblent assez à de petites fossettes oblongues ». Toutefois ces organes ne sont pas des reins et n'ont pas d'orifices comme le croyait M. Dall; ils représentent simplement la partie antérieure un peu muqueuse, et très richement vascularisée, du plafond palléal; ce sont, en fait, comme nous le verrons plus loin, de puissants organes respiratoires. Quant aux reins, nous avons dit plus haut qu'ils étaient situés au fond de la chambre palléale.

Considérations générales. — La chambre palléale des Pleurotomaires est remarquable: 1º par son échancrure dorsale, 2° par les nombreuses papilles de son bord antérieur, 3° par la symétrie relative des organes qu'elle renferme, 4° par le faible développement et la disposition de ses branchies, 5° par sa grande longueur. Nous allons montrer rapidement la signification qu'il convient d'accorder à chacun de ces caractères :

1° Échancrure dorsale. — L'échancrure palléale étant toujours développée dans la plupart des Diotocardes archaïques (Pleurotomariidés, Haliotidés, Fissurellidés), plusieurs zoologistes, entre autres M. Lang (891), M. Pelseneer (891, 290) et M. Thiele (901, 901a), l'ont considérée comme un des caractères essentiels du Mollusque primitif auquel se rattachent les Gastéropodes. M. Plate (896, 172-177) a justement combattu cette manière de voir en s'appuyant sur des arguments auxquels les recherches plus récentes ont donné une singulière valeur.

Au point de vue ontogénétique, on ne saurait admettre la présence de cette fissure. Les anciennes recherches de M. Boutan sur la Fissurelle (885) et celles plus récentes du même auteur sur le développement de l'Haliotide (899, 271-276), prouvent, en effet, que la fissure n'existe pas aux premiers stades larvaires et qu'elle n'apparaît qu'après la torsion parfaite de l'animal, c'est à-dire lorsque le type gastéropode est réalisé. D'ailleurs, comme le fait remarquer M. Plate, la fente ne se développe à aucun stade chez les Gastéropodes qui en sont dépourvus à l'état adulte.

A cette raison, qui n'est pas sans valeur, M. Plate en ajoute une autre qui ne paraît pas moins fondée : « La fissure palléale, dit-il, doit être considérée comme le résultat de l'approfondissement de la chambre branchiale. Plus cette dernière devenait vaste, plus se présentaient défavorables les conditions pour une régulière circulation de l'eau à son extrémité postérieure, circulation qui était nécessaire pour entraîner les excreta de l'anus et des reins et pour en protéger les branchies. Le courant d'eau

pénétrait latéralement en arrière dans la chambre palléale en suivant la longueur des branchies, atteignait les orifices excréteurs de la chambre, puis revenait en avant suivant la ligne médiane de la chambre.... Quand cette dernière était peu étendue, l'entrée et la sortie de l'eau se régularisaient aisément et une fissure palléale n'était pas nécessaire. En fait, nous ne la trouvons que chez des formes (Haliotis, Fissurella, Dentalium) à vaste cavité branchiale. Or, chez les Prorhipidoglosses..., la chambre était peu profonde, de sorte qu'il n'est pas logique d'accorder une telle adaptation spéciale à cette forme primitive... »

M. Grobben (894), un des premiers, avait admis que la fente palléale devait exister dans la forme ancestrale du groupe : plus tard il est revenu sur cette opinion, mais a essayé de la combattre au moyen d'un argument qui, d'après notre étude des Pleurotomaires, paraît dénué de valeur. Le savant professeur viennois (899, 15) admet, avec H. de Lacaze-Duthiers, que l'innervation du manteau des Gastéropodes est partout symétrique, sauf dans la zone comprise entre le manteau et le pied où M. Bütschli (887, 210), dans une hypothèse que nous examinerons plus loin, localise la croissance asymétrique. Dès lors, Grobben, si la fente avait été primitive, elle serait symétriquement innervée comme les bords du manteau, mais comme son innervation est manifestement asymétrique, il faut en conclure qu'elle n'a pas subi de déplacement et qu'elle s'est développée à l'endroit même où nous la trouvons aujourd'hui.

La conclusion est juste, mais fondée sur des arguments sans valeur. Comme nous le montrerons plus loin, le manteau des Prosobranches les plus primitifs, celui des Pleurotomaires, est très asymétriquement innervé par les nerfs palléaux primaires issus du ganglion branchial, tandis que les nerfs symétriques, issus des centres palléaux, sont extraordinairement réduits. D'ailleurs, il n'est plus pos-

sible d'admettre aujourd'hui que l'asymétrie des Gastéropodes a son origine dans l'inégale croissance de l'étroite zone indiquée par M. Bütschli, car des observations embryogéniques très nombreuses la font dériver, à juste titre, d'une torsion du manteau et de toute la partie du corps avoisinante (1). A la suite de cette torsion, une fissure primitive ventrale viendrait se placer sur le dos et serait asymétriquement innervée, ce qui ne concorde guère avec la démonstration de M. Grobben.

Quoi qu'il en soit, nous sommes conduits à admettre que la fissure palléale est une formation secondaire, qu'elle a pour but de régulariser le courant d'eau respiratoire et qu'elle ne se développe que chez les formes où la chambre palléale est très allongée. Nous ajouterons qu'elle se localise exclusivement (2) chez les Diotocardes munis de deux branchies; chez les espèces monobranches, elle n'a plus de raison d'être, car le courant d'eau respiratoire entre du côté gauche et sort du côté droit, sans risquer de porter atteinte, avec les excreta qu'il entraîne, aux délicats feuillets branchiaux.

Nous avons dit précédemment que la fissure palléale du *Pl. Beyrichi* se réduit à une échancrure et n'est nullement comparable à la fissure étroite et profonde des Pleurotomaires caraïbes. Ce n'est pas, croyons nous, une fissure en voie de formation, mais bien plutôt une fissure qui disparaît en passant à l'état d'échancrure. Nous avons eu

<sup>(4)</sup> L'un de nous a établi il y a une dizaine d'années (892), en rassemblant des faits embryogéniques déjà connus, mais non interprétés par leurs auteurs, que l'enroulement du sac viscéral et sa torsion de 180° ont lieu successivement et indépendamment, chez certains Diotocardes (Fissurella, Patella), et que les embryons des Gastéropodes, en général, sont soumis à ces deux ordres de phénomènes ontogénétiques. Dans un travail récent, M. Boutan (899) est arrivé à des conclusions similaires.

<sup>(2)</sup> Exception faite pour le genre Tenagodes, dont l'organisation anatomique ne peut guère être comparée à celle des Pleurotomaires.

et nous aurons encore l'occasion de montrer, en effet, que le *Pl. Beyrichi* est à un stade évolutif plus avancé que les Pleurotomaires caraïbes, et rien ne nous permet de penser que la fissure palléale fasse exception à cette règle.

Pour expliquer la formation de la fissure, M. Plate (896, 176) admet que le courant d'eau expirateur, chargé d'excreta divers, a entravé le développement du manteau au point où il prenait issue, c'est-à-dire, au milieu du bord supérieur du plafond palléal. Il est possible que cette manière de voir soit juste, mais comme une semblable fissure ne se produit pas du côté droit chez les espèces monobranches, malgré la localisation en ce point du courant de sortie, on est en droit de se demander s'il ne faudrait pas chercher ailleurs la cause de cette néo-formation. Il semblerait plus logique de l'attribuer, croyons-nous, à une réaction de l'animal qui, gêné par le courant d'eau expirateur, a contracté au milieu le bord de son manteau et l'a transformé en une échancrure qui s'avançait à la rencontre du courant; cet état devant persister avec les besoins respiratoires, le fond de l'échancrure a été frappé d'un arrêt de développement et la partie en retrait s'est transformée en une fissure. Ce qui donne quelque fondement à cette opinion, c'est la diversité des états sous lesquels peut se présenter la fissure dans les diverses espèces de Pleurotomaires; tantôt ses bords s'appliquent étroitement sur ceux de la fente coquillière, tantôt ils l'abandonnent et, se relâchant, transforment la fente en une échancrure plus ou moins profonde. L'animal, en d'autres termes, agit fortement sur cette partie du manteau, et tout porte à croire qu'il a dû le faire au début, dès que l'ont exigé les besoins de la respiration.

2º Papilles marginales du manteau. — Les nombreuses papilles qui hérissent le bord libre du manteau des Pleurotomaires méritent d'attirer l'attention. Elles sont très rares chez les Gastéropodes et ne se retrouvent guère,

avec un pareil développement, que chez les Fissurelles. On en observe quelques-unes au fond de la gouttière palléale chez les Haliotides, mais elles ne sont plus du tout représentées chez les Parmophores et font également défaut chez les Prosobranches, sauf chez certains Trochidés (Gibbula magus) où elles sont d'ailleurs en petit nombre. Elles paraissent donc localisées chez quelques Diotocardes.

Or, il est remarquable que les Diotocardes munis de papilles palléales ont un épipodium rudimentaire (Fissurelle) ou dépourvu de tentacules (Pleurotomaires), tandis que ceux où elles disparaissent ont un épipodium bien développé et muni de tentacules émergeant parmi les papilles (Haliotides, Parmophores, Trochidés (1), etc.). Il semble, dès lors, qu'il v ait un balancement entre les papilles palléales et les prolongements de l'épipodium, ce qui n'est pas sans donner quelque fondement à cette opinion, que l'épipodium est une formation pleurale ayant des analogies avec le manteau. Pourtant, les papilles palléales des Diotocardes sont bien moins variées de forme que celles de l'épipodium; elles ne s'allongent pas en tentacules, comme certaines de ces dernières, sauf chez les Fissurelles où leur diversité est beaucoup plus grande que chez les Pleurotomaires.

Etant donné leur multiplicité remarquable sur les bords du sinus palléal et la position qu'elles occupent quand elles sont épipodiales, il est clair qu'on ne saurait les considérer comme jouant un rôle dans les phénomènes respiratoires. Ce sont vraisemblablement de simples organes tactiles. Dans l'épipodium et le plus souvent aussi dans le manteau, elles peuvent se mettre en rapport immédiat avec le sol ou palper les corps qui environnent l'animal. Dans les formes où elles se rabattent sur la coquille,

<sup>(1)</sup> Nous avons observé quelques papilles palléales dans le Gibbula magus; il n'y en a plus du tout chez certains autres Trochidés.

comme chez les Pleurotomaires, elles ne peuvent évidemment remplir une fonction semblable, mais rien ne s'oppose à ce qu'elles mettent l'animal en garde contre les organismes du voisinage, surtout parce qu'elles sont bien développées sur le bord dorsal, c'est-à dire dans la région que peuvent facilement atteindre ces derniers. En fait, elles sont rarement présentes et probablement peu utiles chez les Gastéropodes munis d'un pied distinct et, dans ce groupe, ne paraissent pas exister en dehors des Pleurotomaires et de quelques Trochidés.

Il résulte de ce qui précède que les papilles palléales (et épipodiales) sont des formations primitives, qu'elles sont le plus souvent situées à une faible distance de la sole pédieuse et qu'elles disparaissent rapidement à mesure qu'on s'élève dans le groupe des Gastéropodes. Il est donc naturel de rattacher les Prosobranches archaïques à un ancêtre chitoniforme dans lequel des papilles semblables auraient abondamment garni les bords libres du manteau.

3º Symétrie relative des organes renfermés dans la chambre branchiale. — Il n'est pas de Gastéropodes qui présentent dans leurs organes palléaux une symétrie relative aussi grande que les Pleurotomaires. La symétrie paraît plus accentuée chez les Haliotides et surtout chez les Fissurelles et les Parmophores, à cause de la position médiane du rectum, mais ce n'est là qu'une apparence (d'ailleurs due à des modifications secondaires), car les reins sont bien plus dissemblables dans ces espèces que dans les Pleurotomaires. On sait du reste que cette symétrie relative disparaît très rapidement chez les Gastéropodes et qu'on ne l'observe nettement que chez les formes les plus archaïques du groupe. On doit donc la considérer comme un caractère des plus primitifs.

On se trouve par conséquent conduit à attribuer une symétrie plus grande encore à la forme ancestrale non tordue qui a servi de souche aux Gastéropodes, et, dès lors, à penser que les Chitonidés sont les représentants actuels les plus voisins de cette forme.

4º Faible développement et disposition des branchies. — Nous aurons l'occasion de revenir plus loin (voir l'appareil respiratoire) sur les branchies des Pleurotomaires. Il nous suffira de rappeler ici que ces organes se font remarquer par leur faible développement, par leur localisation dans la moitié antérieure de la chambre palléale et par la présence du repli obliquement transversal qui prolonge en arrière leur raphé sur la paroi dorsale de la chambre.

5° Longueur de la chambre palléale. — Un des caractères qui nous ont le plus frappés dans notre Pleurotomaire est l'allongement considérable de la chambre palléale. A quoi donc attribuer ce développement qui paraît en contradiction formelle avec les caractères qu'on a coutume de prêter à la forme ancestrale des Gastéropodes?

Bien que cela paraisse au premier abord légèrement paradoxal, nous croyons que cet allongement démesuré est en rapport étroit avec la faible longueur des branchies. Une chambre palléale aussi longue n'est pas faite exclusivement pour loger l'appareil branchial, puisque ce dernier n'en occupe réellement qu'une partie assez faible; elle doit avoir quelque autre rôle important et il suffit d'une étude superficielle pour acquérir la conviction que ce rôle est celui de rendre l'hématose sanguine plus complète.

Les branchies peu développées des Pleurotomaires ne sauraient remplir complètement les fonctions qui leur sont dévolues; ces animaux ont besoin d'organes respiratoires annexes et ces organes se présentent sous la forme d'un réseau respiratoire extraordinairement riche, sorte de poumon aquatique au sein duquel circule, comme nous le verrons plus loin, une énorme quantité de sang. Le plafond de la chambre palléale renferme par conséquent côte à côte deux appareils respiratoires distincts; comme il est relativement étroit, il a dû se prolonger fortement en

arrière afin de donner place au réseau vasculaire de l'organe annexe, et à l'appareil muqueux qui forme postérieurement la continuation de ce dernier. Ainsi peut s'expliquer, selon nous, l'allongement remarquable de la chambre palléale des Pleurotomaires. Il est à remarquer, en effet, que cette chambre est également très longue dans les Trochidés et que chez beaucoup de ces animaux, sinon chez tous, les branchies n'atteignent pas le fond de la chambre palléale. Dans divers Trochidés, que nous avons étudiés avec soin, la branchie n'a pas plus des trois quarts de la longueur de la chambre.

Examen du travail de M. Woodward. — Naturellement, M. Woodward a pu donner une description assez exacte de la chambre palléale. En lisant cette description, il nous a été fort agréable de constater que nous avions entrevu, comme il convient, la position exacte de l'orifice rénal droit, encore que le point où il se trouvait fût complètement enlevé. Il ne reste donc plus aucun doute sur la situation réciproque des deux orifices rénaux.

Pour le reste, les seules observations que nous suggère le travail de M. F. Woodward sont les suivantes :

1º Les papilles du bord palléal sont insuffisamment représentées et décrites dans le travail de l'auteur anglais qui ne paraît pas, d'ailleurs, en avoir soupçonné l'importance:

2º Dans les trois exemplaires étudiés par M. F. Woodward le sinus palléal est large et réduit comme dans notre exemplaire. Ce fait, rapproché de la faible profondeur de la fente coquillière, nous permet de conclure sûrement, comme nous l'avons fait plus haut, et même en tenant compte de la contraction due à l'alcool, que le Pl. Beyrichi a un sinus moins développé que les Pleurotomaires caraïbes. M. F. Woodward, d'ailleurs, ne s'explique pas sur la signification phylogénétique de cette singulière formation;

- 3º M. F. Woodward ne paraît pas avoir été frappé par la faible longueur des branchies relativement à celle de la chambre palléale; il ne la signale même pas dans le texte. Du reste, l'auteur anglais fait observer que la branchie droite de ses exemplaires était beaucoup plus réduite que la branchie gauche; cette différence étant beaucoup moins prononcée dans notre spécimen, il y a lieu de croire que tous les individus de l'espèce ne se rapprochent pas également, à cet égard, des Diotocardes monobranchiaux;
- 4° M. F. Woodward ne signale pas les cloisons rudimentaires, en forme de replis, qui rattachent les branchies au rectum; d'un autre côté, au lieu de décrire le plafond palléal comme un ensemble parfaitement continu, il trouve qu'il est tapissé par trois glandes muqueuses parfaitement distinctes. Nous reviendrons sur ces deux points dans un des chapitres suivants.

## Appareil digestif

Cet appareil était incomplet dans notre spécimen, l'estomac et le foie faisant complètement défaut; mais nous avons pu étudier avec une précision suffisante toute la partie antérieure, ainsi que l'anse intestinale et le rectum.

Lorsqu'on ouvre la paroi du corps pour préparer l'appareil digestif, on constate que les parois de ce dernier adhèrent aux téguments par une multitude de tractus conjonctifs qui oblitèrent la cavité générale et rendent la dissection fort pénible. Après avoir enlevé les téguments mais en laissant en place les organes sous-jacents, on obtient la préparation représentée pl. V, fig. 48. On voit en avant le bulbe (b) croisé antérieurement par la commissure nerveuse cérébrale  $(c.\ cer.)$ , et recouvert dans sa partie postérieure par les glandes salivaires  $(g/.\ s.)$ . On trouve ensuite l'œsophage (ws), très fortement tordu et

croisé obliquement par l'aorte (ao); un peu plus en arrière, l'œsophage est recouvert en partie par l'anse intestinale (int.). Après cette orientation sommaire, passons à la description des différentes parties de l'appareil digestif.

Le vestibule buccal s'ouvre largement à l'extérieur; il est richement pourvu, sur son pourtour, de papilles très serrées dont la cuticule était épaisse, et se détachait facilement chez notre exemplaire (fig. U, page 216).

Dans la cavité du vestibule font saillie, à droite et à gauche, les deux replis des téguments portant les mâchoires

et qui marquent la limite antérieure de la cavité buccale proprement dite (nous adoptons la définition proposée par M. Amaudrut, 898, p. 33). Ces deux mâchoires sont fixées sur la face interne des replis dont nous venons de parler; la figure 12 de la pl. IV représente la mâchoire gauche vue par sa face interne: c'est une très mince plaque cornée, homogène à sa base, ayant au con\_ constitution traire une finement fibreuse à son

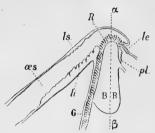


Fig. C. — Coupe médiane schématique de la région antérieure du tube digestif. pl, pointe linguale; le, ligament des màchoires; BR, bulbe radulaire; G, gaîne radulaire; ls, languette supérieure; li, languette inférieure; æs, œsophage. La ligne α β indique la direction de la coupe représentée fig. D.

bord libre qui est irrégulièrement déchiqueté. Les deux mâchoires sont réunies, suivant leurs bords supérieurs, par un ligament transparent à peu près aussi large que chaque mâchoire, appliqué sur les téguments de la cavité buccale, à l'intérieur et au plafond de celle-ci. Ce ligament est représenté, sectionné par le plan médian (le) sur la figure C ci-jointe dont nous allons expliquer la signification.

Pour bien faire comprendre la disposition très compliquée de la cavité buccale et ses rapports avec l'œsophage qui la continue directement, nous aurons recours à plusieurs figures explicatives. Étudions en premier lieu une coupe schématique de cette cavité, pratiquée suivant le plan de symétrie (fig. C).

Le plafond est formé en avant par le ligament  $(l\ e)$  dont nous venons de parler et qui réunit les deux mâchoires; au-dessus des dents de la radule (R), ce plafond se réduit à une lame très mince; en arrière, au niveau du début de l'œsophage on trouve sur la ligne médiane une région plus épaisse et plissée, la languette supérieure  $(l.\ s.)$ 

Le plancher de la cavité buccale présente tout d'abord



Fig. D. — Coupe de la cavité buccale (pratiquée suivant la direction de la ligne  $\alpha$   $\beta$  de la fig. C). — lam, lamelles du plafond de la cavité; pb, poche buccale; z, dépression située au dessous de la poche buccale; sp, sillon périlingual; R, radule.

en avant une partie charnue que nous appellerons la pointe linguale (p. l.), immédiatement en arrière de laquelle on trouve l'extrémité de la radule R, mise en mouvement par les muscles du bulbe radulaire. Aussitôt après, en arrière, se voit l'orifice de la gaîne radulaire G qui marque la limite postérieure de la cavité buccale, puis, à l'origine de l'œsophage et sur son plancher, la languette inférieure (l. i.), fortement plissée.

Complétons ces notions générales par l'examen d'une couche transversale pratiquée suivant la direction  $\alpha$   $\beta$  tracée sur la figure C: nous constaterons que la cavité buccale est très

anfractueuse (fig. D): le plafond est très mince sur la ligne médiane, mais il y a de chaque côté une région formée de lamelles saillantes (lam.); au-dessous se trouve une paire de sillons creusés dans l'épaisseur des parois latérales, ce sont les poches buccales (p. b); plus bas, une paire de

dépressions à parois très irrégulières (z); plus bas encore, on trouve deux sillons que nous nommons les sillons périlinguaux (s, p), situés à droite et à gauche de la saillie médiane qui n'est autre que la langue. Celle ci est revêtue par la lame élastique où sont implantées les dents de la radule (R).

Nous allons maintenant étudier en détail chacune de ces formations:

Langue. — En avant de la radule, on observe la pointe linguale, organe charnu, triangulaire, effilé antérieurement

(pl. IV, fig. 10 et fig. E, pl), ayant un aspect lobé produit par plusieurs sillons disposés symétriquement. On voit immédiatement en arrière un bourrelet transversal (b. tr.) qui délimite l'extrémité libre de la radule et qui est recouvert par l'extrémité de la lame élastique (LE). Celle-ci présente dans cette région une partie centrale portant les dents de la radule et

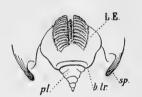


Fig. E. — Fartie antérieure de la langue. — pl, pointe linguale; btr, bourrelet transversal limitant antérieurement la lame élastique LE; sp, sillon périlingual.

deux parties latérales nues. La lame élastique tout entière s'enfonce dans la gaine radulaire (fig. 10, G. R.), dont l'orifice dans la cavité buccale est fort compliqué (fig. 11) : cet orifice présente en effet une partie médiane recouverte par les deux lèvres antérieures de la languette inférieure (l.a.) et deux prolongements latéraux ( $\lambda$ ) arqués où s'enfoncent les parties latérales de la lame élastique.

Le sillon périlingual (fig. 11 et fig. E, s. p.), bien séparé de cet orifice de la gaîne radulaire, se termine brusquement en arrière et sur les côtés; il paraît s'étendre en avant, de chaque côté, jusqu'au voisinage de la pointe linguale.

Poches buccales et glandes salivaires. — Pour bien comprendre la disposition des poches buccales; reportons-

nous aux figures 10 et 11 : la première de ces figures a été obtenue en fendant les parois de la cavité buccale d'abord suivant la ligne médiane dorsale, puis latéralement contre le bulbe radutaire (B. R.) et en enlevant le lambeau ainsi détaché : on apercoit alors l'intérieur de la cavité buccale. La seconde figure a été obtenue en faisant simplement une incision de la paroi de la cavité buccale, du côté droit, contre le bulbe radulaire; cette incision a été prolongée en arrière le long de l'œsophage (en longeant le repli infra-œsophagien dont il sera question plus loin) et on a rabattu sur la gauche toute la partie supérieure du plafond de la cavité buccale. La poche buccale gauche (p. b.) est visible à la fois sur les deux figures: c'est un sillon longitudinal profond, limité supérieurement par la série de lamelles déjà signalée plus haut (fig. D et fig. 11, lam.); ces lamelles saillantes, profondément séparées les unes des autres, sont au nombre de 26 environ. Inférieurement, ce sillon est limité par une languette mince, bien visible en section sur la figure D et qu'on reconnaîtra facilement sur les figures 41 et 12 (1). Les deux poches buccales se prolongent vers la partie antérieure de la cavité buccale, et les deux sillons qui les constituent se confondent en avant sur la ligne médiane : cette disposition est reconnaissable sur la figure C, où l'on remarque, au-dessus du ligament des mâchoires (l. m.), un diverticule médian de la cavité buccale qui n'est autre que la partie médiane commune aux deux poches buccales : les figures 40 et 41 montrent également cette particularité; de même, les deux séries de lamelles qui limitent supérieurement les poches buccales arrivent au contact en avant sur la ligne médiane: la figure 11 ne rend pas compte de ce fait car il a fallu, pour arriver à étaler le plafond de

<sup>(1)</sup> La poche buccale gauche (pb) n'est pas bien rendue sur la fig. 11, la languette qui la limite inférieurement ne paraissant pas suffisamment en saillie par rapport aux lamelles (lam) qu'elle recouvre en partie.

la cavité buccale, fendre ce plafond sur la ligne médiane depuis les màchoires jusque vers le tiers postérieur de cette série de lamelles; mais en rapprochant les deux lèvres de cette incision, on obtient l'aspect représenté par la figure F où nous avons figuré le plafond de la cavité



Fig. F. — Plafond de la cavité buccale. — mdr, mâchoire droite; mg, mâchoire gauche.

buccale, vu par sa face inférieure: cette figure montre bien de quelle manière les poches buccales confluent en avant; elle montre aussi la position naturelle des deux mâchoires (m.dr. m. g.), séparées par un intervalle où s'étendait le ligament qui réunit ces màchoires; cet intervalle est marqué de cinq bourrelets saillants disposés d'une manière très particulière.

Les poches buccales sont en rapport avec les glandes salivaires qui viennent y déboucher: l'orifice de la glande salivaire droite (o. gl. s.) a été représenté sur la figure 11: pour le rendre visible, on a écarté le repli qui limite inférieurement la poche buccale droite: on aperçoit ainsi un bourrelet blanchâtre saillant et sinueux qui occupe le fond de la poche. Ce bourrelet longe les lamelles; il est très grèle en avant et s'atrophie graduellement; en arrière il est plus important et se termine en décrivant un arc à l'intérieur duquel s'ouvre précisément le conduit salivaire. Celui-ci débouche donc sur la face interne du repli qui limite inférieurement la poche buccale; cette face du repli ne présente pas trace de lamelles, mais sa surface est rugueuse et irrégulière.

Les glandes salivaires (pl. V, fig. 17 et 18 gl. s.) forment une masse blanchâtre assez considérable située audessus et en arrière de la masse buccale; la duplicité de cette masse n'est indiquée que par l'existence des deux conduits distincts (c. s.) qui viennent s'ouvrir à droite et à gauche dans les poches buccales. La figure G montre une

partie du trajet du conduit salivaire gauche (c.s.), et les diverses branches secondaires qui viennent le former par leur réunion.

Nous avons dit plus haut (fig. D) qu'au-dessous des des poches buccales on voit des dépressions (z) de la paroi buccale, mal délimitées, très peu profondes, à parois

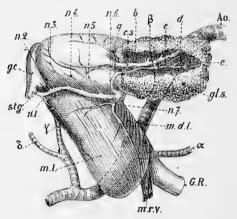


Fig. G. — Partie antérieure de l'appareil digestif et organes environnants. — gls, glandes salivaires; cs, conduit salivaire gauche; GR, gaine radulaire. Plusieurs muscles du bulbe radulaire sont représentés ici : ml, muscle latéral; mdl, muscles dorsaux longitudinaux; mrv, muscles rétracteurs ventraux; Ao, branche antérieure de l'aorte;  $\alpha$ , rameau d'aorte plongeant dans la paroi du corps;  $\beta$ , rameau se rendant aux glandes salivaires;  $\gamma$ , rameau du bulbe radulaire;  $\delta$ , rameau de la région labiale; gc, ganglion cérébroide gauche; stg, origine du stomato-gastrique, dont plusieurs branches sout visibles sur la figure :  $n_1$ , nerf se rendant au bulbe radulaire;  $n_2$ ,  $n_3$ ,  $n_4$ ,  $n_5$ , nerfs se rendant aux parois de la cavité buccale :  $n_6$ , gros nerf fournissant plusieurs branches (a, b, c, d, e);  $n_7$ , nerf se rendant au bulbe radulaire.

extrêmement irrégulières : elles s'étendent en avant jusqu'aux mâchoires (fig. 11, z) et remontent jusqu'à la partie supérieure du repli qui les sépare des poches buccales : ces productions ne paraissent qu'une simple modification de la muqueuse buccale qui est légèrement déprimée dans

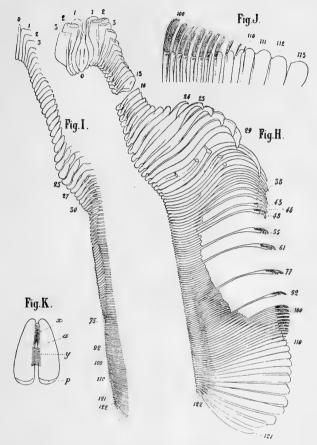


Fig. H. – Une demi-rangée des dents de la radule, du côté droit, grossie 24 fois. De chaque côté de la dent impaire O on voit les dents paires 1, 2, 3, etc.. 121. Sous le nº 122 se voit la base d'une 122 dent rudimentaire.

Fig. 1. — Bases des dents d'une demi-rangée du côté gauche, vues par dessous. Même grossissement, même signification des chiffres.

Fig. J. — Extrémités libres des dernières dents à brosses et des premières dents flabelliformes, grossies 60 fois.

Fig. K. — Cartilages du bulbe radulaire. — a, cartilages antérieurs : p, cartilages postérieurs; x, y, faisceaux musculaires qui réunissent les cartilages antérieurs. Cette figure est légèrement grossie : l'ensemble des cartilages antérieurs et postérieurs mesurait dans notre spécimen 15 millimètres de hauteur.

la région correspondante; nous ignorons leurs fonctions et leurs homologies.

Nous sommes d'accord avec M. F. Woodward en ce qui concerne la description des papilles de l'atrium buccal, des mâchoires et des glandes salivaires; les poches buccales, où débouchent ces dernières, ainsi que les dépressions que nous avons signalées au-dessous, ont été passées sous silence par l'auteur anglais.

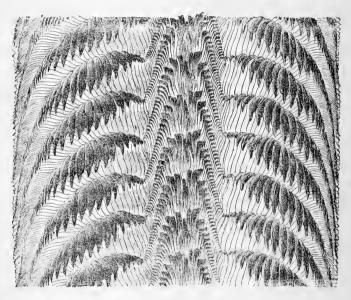


Fig. L. — Aspect général d'un fragment de la radule, avec les dents dans leur position naturelle. Grossi 21 fois.

Radule et bulbe radulaire. — La gaîne radulaire (fig. G, G. R.) est tout d'abord accolée au bulbe radulaire; en arrière, elle se prolonge librement sur une longueur beaucoup plus grande que celle qui est figurée; on peut estimer la longueur totale de la radule au chiffre de 50 à 55 millimètres.

La radule proprement dite se compose de la lame élastique, mentionnée plus haut, et des dents qui y sont implantées. Celles-ci sont disposées suivant des rangées transversales qui n'ont pas une direction perpendiculaire à l'axe, mais forment un V dont la pointe serait dirigée vers la masse buccale; deux rangées transversales consécutives sont séparées par une distance d'environ 1/2 millimètre, de sorte que le nombre total des rangées de la radule doit être de 100 à 110. La fig. Il représente l'ensemble d'une demi-rangée de dents; la fig. Il représente la série de bases d'insertions d'une demi-rangée, vue par la face interne de la lame élastique; la fig. L'eprésente l'aspect général d'un fragment de la radule, avec les dents dans leur position naturelle.

Chaque rangée se compose d'une dent impaire et de deux séries paires de dents disposées de part et d'autre de cette dent impaire.

La dent impaire, représentée de profil sur la fig. 21 de la pl. VI, comporte une base étroite mais allongée, insérée sur l'épithélium lingual; sur cette base s'élève une partie lamelleuse, comprimée, qui coïncide avec le plan médian de la radule et s'insinue entre la première dent droite et la première dent gauche. En arrière, cette partie lamelleuse porte transversalement, à droite et à gauche, deux expansions foliacées (une de chaque côté) qui débordent sur la première dent droite et sur la première dent gauche (fig. H). Dans notre spécimen, ces expansions ne sont pas tout-à-fait perpendiculaires à la partie lamelleuse de la dent impaire, car celle-ci et les premières dents centrales présentent une dyssymétrie bien accusée (fig. H et L) qui paraît être la règle dans le genre Pleurotomaria, puisque nous l'avions déjà observée (en sens inverse il est vrai) chez le spécimen de Pl. Quoyana antérieurement étudié par nous.

Vers l'extrémité libre, la partie lamelleuse de la dent impaire est émoussée et ne se prolonge pas par une pointe comme chez le *Pl. Quoyana*; la différence présentée par les deux espèces, à ce point de vue, est très nette sur les figures correspondantes; on y voit aussi que la différence entre la dent impaire et la première centrale paire est beaucoup moins accusée chez le *Pl. Beyrichi* que chez le *Pl. Quoyana*.

Les dents centrales paires ont à peu près la même disposition que chez le Pl. Quoyana: les trois premières, plus grandes que la dent impaire, sont insérées une sur ligne à peu près transversale : elles sont larges et aplaties (fig. 22, 23, 24) et portent, du côté externe, une crête de renforcement qui se prolonge latéralement par une expansion mince et foliacée, homologue de celle de la dent impaire, et qu'on trouve indiquée sur la figure 22. Ces expansions foliacées diminuent rapidement d'importance à mesure qu'on s'éloigne de la dent impaire. C'est la deuxième dent centrale paire qui présente le maximum de surface ; les bases d'insertion de ces dents sont reployées du côté antérieur (interne). Nous n'avons pas à signaler, pour ces premières dents centrales, de différences de forme importantes avec celles du Pl. Quoyana; remarquons toutefois que chez notre spécimen de Pl. Beyrichi, la ligne d'insertion de ces dents, dans le sens transversal, paraît moins concave.

Les dents lamelleuses ne peuvent être séparées qu'arbitrairement des précédentes: après la troisième dent centrale, la direction générale des dents change: au lieu d'être disposées à peu près transversalement, elles s'insèrent suivant une ligne qui forme un angle aigu avec l'axe de la radule (fig. H et l); en même temps, la forme des dents devient progressivement lamelleuse et triangulaire, ainsi qu'on l'observe par exemple sur la 13° dent (fig. H); mais le changement de forme en question est très ménagé, plus encore que chez le Pl. Quoyana; chez ce dernier, la forme triangulaire s'accentuait dès la 5° ou 6° dent, tandis que chez le Pl. Beyrichi les 8° et 9° dents présentent encore

l'aspect général quadrangulaire des dents centrales; nous n'assignons donc pas de limite antérieure précise aux dents lamelleuses. La taille des dents diminue à partir de la première jusque vers la 7º ou 8º; elle reste ensuite stationnaire jusque vers la 13º; puis elle croît, d'abord lentement jusque vers la 21º, puis très rapidement dans la région de passage des dents lamelleuses aux dents à crochets.

Dans leur ensemble, les dents lamelleuses du *Pl. Beyrichi* diffèrent peu de celles du *Pl. Quoyana*; toutefois elles sont plus nombreuses chez le spécimen de cette dernière espèce que nous avons examiné, puisque la première dent à crochet était la 30°, tandis que c'est la 24° dans l'individu de *Pl. Beyrichi* que nous décrivons.

Les dents à crochets se relient aux précédentes par l'intermédiaire de la 23° dent, que nous avons représentée de trois côtés différents sur les figures 25, 26 et 27 : sa forme générale est triangulaire (fig. 26 et fig. H) comme celle des dents lamelleuses; mais d'autre part sa pointe montre une petite cuspide médiane et de chaque côté, deux saillies arrondies qui sont les rudiments de deux autres cuspides. La dent suivante (24°) est nettement une dent à crochet (fig. 28), sa cuspide terminale est forte et aiguë, les deux autres cuspides sont mousses, ainsi que sur la 25° dent (fig. 29) et ne se présentent pas ici avec le développement que nous avions observé chez Pl. Quoyana (898, pl. XIII, fig. 4 et 6). Dès la 26e dent, une de ces cuspides latérales, celle qui est sur le bord concave, disparaît; en même temps l'autre cuspide, située sur le bord convexe, très émoussée aussi, n'est plus représentée que par le bourrelet d'épaississement qui renforce ce bord convexe. Les dents suivantes deviennent donc unicuspides, en même temps que leur longueur et leur largeur s'accroît notablement (fig. 30 et 31 représentant la 29e dent). C'est à peu près au niveau de la 29e dent que la force de la tige est le plus considérable; au delà, les dents deviennent graduellement plus grêles, mais leur longueur s'accroît encore un peu.

La 37° dent (fig. 32) est encore unicuspide; sur la 38° (fig. 33) apparaissent, sur la partie concave et vers l'extrémité, les rudiments de deux cuspides internes qui augmentent de dimensions sur les suivantes (39° dent, fig. 34; 40° dent, fig. 35; 43° dent, fig. 36); celles-ci deviennent donc franchement tricuspides, mais suivant une disposition différente de celle qui était réalisée vers la 25° dent. En même temps, la tige de la dent diminue rapidement de largeur (fig. H, 43° dent) et le bourrelet d'épaississement externe dont nous avons déjà parlé plus haut s'avance de moins en moins loin vers la pointe (fig. 34, 36, et fig. 37 représentant l'extrémité de la 45° dent); l'extrémité de ce bourrelet va devenir, sur la 46° dent (fig. H), la petite touffe qui caractérisera les dents à brosses.

Les dents à brosses (pl. VI, fig. 38) débutent donc par la 46°, qui porte la première ébauche de cette formation si curieuse qui paraît jusqu'à présent spéciale aux dents des Pleurotomaires. Représentée seulement par quelques poils très courts sur cette dent, la brosse s'accroît rapidement sur les suivantes, puis varie peu d'importance jusque vers la 406° dent et diminue rapidement ensuite pour disparaître complètement sur la 111° (fig. J). Les poils de la brosse sont incurvés dans le même sens que les dents dont ils recouvrent, à l'extrémité, les parties latérales et la partie convexe.

La présence de la brosse est le seul caractère qui distingue les premières dents à brosses des dernières dents à crochets, et les trois cuspides de l'extrémité ont exactement la même disposition de part et d'autre. Ces cuspides subissent toutefois une modification graduelle dans la série des dents à brosses: elles deviennent plus courtes et moins obliques (fig. H); à partir de la 104e dent, la partie termi-

nale de la dent portant les cuspides s'atrophie rapidement (fig. J) et disparaît avant la brosse, probablement vers la  $107^{\rm e}$  dent.

La forme générale des dents à brosses subit également quelques modifications, la tige des premières est grêle comme celle des dents à crochets; mais plus loin la partie inférieure de cette tige s'élargit graduellement, ainsi qu'on le remarque déjà très nettement sur la figure H vers la 95º dent; plus loin encore cet élargissement gagne toute la hauteur de la tige, qui se transforme peu à peu en une sorte de lame dont l'extrémité supérieure arrondie dépasse le point d'insertion de la brosse (pl. VI, fig. 39): ainsi se fait graduellement le passage des dents à brosses aux dents flabelliformes. Nous n'avons pas à signaler ici de différences sérieuses avec les dents à brosses du Pl. Quoyana: chez ce dernier, la première trace de la brosse apparaît quatre rangs plus loin, sur la 50e dent et la dernière dent à brosses est la 110°. Pl. Quoyana possède donc un peu moins de dents à brosses.

Les dents flabelliformes commencent à la 111° dent, qui ne présente plus trace de brosse: la place n'en est plus indiquée que par une légère saillie du bord. Les dernières dents (fig. 40 et fig. H) sont lamelleuses et légèrement recourbées; comme leurs bases sont très petites, leur disposition rappelle celle des lames d'un éventail. A partir de la 118° dent, leur longueur décroît notablement jusqu'à la dernière (121°) qui est moins développée proportionnellement que chez le *Pl. Quoyana*. On trouve enfin, à la suite de la 121° dent, la base rudimentaire d'une 122° dent qui ne s'est pas développée.

Les dents flabelliformes ne présentant pas trace de brosse sont donc au nombre de 11, tandis que chez le *Pl. Quoyana* on n'en trouve que 6.

Plaques basales accessoires. Comme chez le Pl. Quoyana, nous observons ici des pièces accessoires, qui adhèrent à

l'épithélium lingual contre la base des dents de la région moyenne. La figure 1, représentant les bases des dents d'une demi-rangée, telles qu'on les aperçoit en examinant le ruban lingual par dessous, donne une idée de ces plaques accessoires. La première, fort petite, se rencontre sur la base de la 28° dent (on observe sur la 27° dent une pièce plus grande mais moins nette, et qui est peut-être une formation analogue); ces plaques augmentent de dimension au niveau des dents suivantes, puis conservent à peu près la même taille depuis la 33° jusque vers la 60° dent; cependant leur forme apparente change: d'abord arquées et étroites, elles paraissent plus loin aplaties et foliacées. Au delà de la 60° dent, ces plaques décroissent graduellement; la dernière que nous avons pu observer, fort petite, accompagne la 75° dent.

Les plaques basales accessoires sont donc ici au nombre de 48, de même que chez le *Pl. Quoyana*; leurs dispositions sont presque identiques chez les deux espèces : elles débutent, chez l'une comme chez l'autre, au niveau des dents dont la base mesure la largeur maximum. La différence principale est donc fournie par le numéro d'ordre de la dent où se montre la première plaque accessoire : c'est la 28° chez *Pl. Beyrichi*, et la 34° chez *Pl. Quoyana*.

Nous avons déjà indiqué, à propos des différentes sortes de dents, les comparaisons du *Pl. Beyrichi* avec le *Pl. Quoyana*; résumons-les ici en quelques mots: les dents du premier sont un peu plus nombreuses (121 au lieu de 117), les transitions des différentes espèces de dents y sont un peu plus ménagées: c'est ainsi que la dent impaire ressemble davantage aux dents centrales voisines, et que celles-ci passent plus lentement aux dents lamelleuses. Ces dernières sont un peu moins nombreuses; les dents à crochets tricuspides ont une forme un peu différente, les dents à brosses et les dents flabelliformes sont plus nombreuses; mais ce ne sont là que de faibles différences

et il n'est pas encore possible de savoir si elles sont spécifiques, dans l'incertitude où nous nous trouvons relativement aux variations individuelles que présente peut-è re la radule des Pleurotomaires.

Nous devons maintenant dire quelques mots de la description de la radule qui a été faite par M. F. Woodward. Chaque rangée transversale se compose, suivant lui, d'une dent impaire et de 111 dents paires de chaque côté. Nous avons fait remarquer que les dents centrales et la dent impaire ne sont pas disposées perpendiculairement à l'axe, mais suivant une ligne oblique : il en est de même sur la figure 32 de l'auteur anglais, mais cette obliquité est en sens inverse, ce qui montre qu'il n'y a aucune fixité à ce sujet. Nous sommes en général d'accord avec M. F. Woodward en ce qui concerne la forme des dents, mais nous devons signaler certaines divergences en ce qui concerne le numéro d'ordre des dents : c'est ainsi que nos 230, 240 et 250 dents (premières dents à crochets) correspondent rigoureusement aux 25e, 26e et 27e dents figurées par l'auteur anglais; la première dent à brosse, la 46e d'après nos observations, est la 43e d'après M. F. Woodward; la dernière est la 110° pour nous, la 104° pour lui; d'après sa fig. 53, les brosses disparaissent plus rapidement que nous ne l'avons observé (voir notre fig. J) ; il ne décrit que 7 dents flabelliformes, alors que nous en trouvons 11, plus une rudimentaire; enfin il signale 37 plaques basales accessoires, tandis que nous en avons compté 48.

Notre attention fut attirée par ces divergences et nous avons vérifié avec le plus grand soin nos observations, en examinant à ce point de vue différentes rangées de la radule: nous avons d'ailleurs observé que les nombres obtenus sont constants d'une rangée à l'autre, comme l'a remarqué l'auteur anglais, et comme nous l'avions constaté déjà chez le *Pl. Quoyana*. Malgré les difficultés réelles inhérentes à l'étude des dents de la radule, nous croyons

donc pouvoir garantir l'exactitude de nos observations; si celles de M. F. Woodward sont également exactes, il faudrait donc admettre des différences individuelles d'un spécimen à l'autre: mais nous préférons attendre de nouvelles recherches avant de nous prononcer sur la réalité de ces différences individuelles, car si elles se présentaient réellement, l'auteur anglais, qui a observé plusieurs spécimens de la même espèce, n'aurait pas manqué de les signaler: la variabilité du nombre des dents de la radule serait en effet un caractère archaïque fort intéressant à mettre en lumière.

Le bulbe radulaire a été bien décrit par M. F. Woodward et nous n'avons que peu de choses à ajouter à ses observations.

La partie résistante de ce bulbe est constituée par deux paires de cartilages, représentés par leur face externe dans la figure K (page 151): ce sont les cartilages antérieurs (a) et les cartilages postérieurs (p). Les premiers sont réunis suivant le tiers environ de leur longueur et la réunion se fait dans leur partie antérieure, par l'intermédiaire d'une sorte de pont musculaire (x) très étroit qui ne commence qu'à environ 1<sup>mm</sup> des extrémités antérieures qui sont de la sorte tout-à-fait libres. (Ces deux extrémités sont placées immédiatement sous l'extrémité de la radule en contact avec la pointe linguale).

Un autre faisceau musculaire (y) moins compact et plus large que le précédent, réunit également, mais plus en arrière, ces deux cartilages antérieurs.

Les deux cartilages postérieurs, fort petits, sont placés en arrière des précédents. L'ensemble de ces quatre cartilages ne forme pas un plan, mais bien un angle dièdre à l'intérieur duquel sont logés les muscles internes du bulbe radulaire et la gaîne radulaire.

M. F. Woodward a décrit et figuré (901, pl. 45) une série de muscles que nous avons également reconnus : un

petit muscle s'insère sur la partie antérieure de la face externe des cartilages antérieurs, et d'autre part se rend dans les parois latérales de la langue; deux autres, le dépresseur et le rétracteur latéral, s'insèrent sur le cartilage, près du précédent et se rendent dans les téguments de la tête; un autre muscle assez puissant, le muscle latéral (fig. G, page 150, m. l.) recouvre les parois latérales du bulbe radulaire et va s'attacher au cartilage postérieur. Une autre paire, les longitudinaux internes, logés principalement à l'intérieur de l'angle formé par les cartilages, s'attachent d'une part aux cartilages postérieurs et d'autre part aux parois de la gaîne radulaire ; les muscles latéroventraux sont visibles de chaque côté et en avant du bulbe radulaire; ils s'insèrent sur les cartilages postérieurs et se rendent dans les parois latérales de la langue; à l'opposé se trouvent les muscles dorsaux-longitudinaux (fig. G. m. d. l.) qui s'insèrent obliquement sur le cartilage antérieur, au-dessous des muscles latéraux ; les protracteurs ventraux s'insèrent sur les cartilages postérieurs et se dirigent vers la lèvre inférieure; les protracteurs latéraux s'attachent au voisinage des précédents et se rendent dans les parois de la tête; enfin les rétracteurs ventraux s'attachent sur la gaîne radulaire (fig. G, m. r. v.) et se rendent aux parois du corps au voisinage des cordons nerveux palléo-pédieux.

L'étude comparative du bulbe radulaire des Gastéropodes a été faite, avec beaucoup de soin, par M. Amaudrut (898). Cet auteur a montré l'homologie des cartilages des Diotocardes avec ceux des Chitonidés. En ce qui concerne les Pleurotomaires, le rapprochement s'établit facilement à ce sujet avec les Trochidés et les Turbonidés, qui possèdent également deux paires de cartilages, tandis que les Patellidés en possèdent quatre paires; mais il est à noter que les Pleurotomaires ne montrent sur le cartilage antérieur aucune trace de la saillie qui représente, chez les

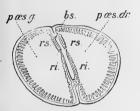
Trochidés et les Turbonidés, l'ébauche de la deuxième paire de cartilages; malgré cette différence la comparaison des cartilages buccaux des Pleurotomaires s'établit plus facilement avec les Trochidés et les Turbonidés qu'avec les Chitonidés, car chez ces derniers les formations homologues des cartilages antérieurs et des cartilages postérieurs sont intimement soudées (Amaudrut, 898, p. 49).

Esophage. — L'œsophage, à son début, n'est pas nettement séparé de la cavité buccale avec laquelle il communique largement: c'est donc un peu arbitrairement, dans le cas présent, que nous choisissons, avec M Amaudrut (898), l'orifice de la gaine radulaire comme limite antérieure de l'œsophage. Cette partie antérieure de l'œsophage est très compliquée, et nous ferons abstraction tout d'abord, pour la décrire, de la torsion considérable qu'elle subit. Le plancher de l'œsophage est formé par la languette inférieure (pl. IV, fig. 44, li): celle-ci se termine par les deux lèvres signalées plus haut qui recouvrent en partie l'orifice de la gaîne radulaire; en arrière on trouve une partie fortement saillante, assez analogue à la pointe linguale et présentant des plissements profonds au fond desquels on trouve des débris d'un revêtement formé de hautes cellules à plateaux qui devaient recouvrir toute cette région de l'œsophage. Plus en arrière encore vient la partie postérieure de la languette inférieure, peu saillante, plus pâle, de forme générale triangulaire, à pointe dirigée en arrière et limitée de chaque côté par deux gouttières où se trouvent des cellules à plateaux de même nature que celles signalées précédemment. Au delà, la languette inférieure est continuée postérieurement suivant la ligne médiane par un bourrelet saillant que nous pouvons appeler le hourrelet infra-æsophagien (fig. 11, b. i.).

De chaque côté de la languette inférieure et de même en arrière, de chaque côté du bourrelet infra-æsophagien, on trouve un repli lamelleux des parois de l'æsophage;

nous désignerons ces deux replis sous le nom de replis infra-æsophagiens (r. i.) On voit leur disposition sur la figure M qui représente une coupe transversale dans la région antérieure de l'æsophage, immédiatement en arrière du point où finit la languette inférieure.

De même le plafond de l'œsophage montre un bourrelet supra-esophagien (fig. M, b. s.), dont les transformations seront décrites plus loin. On remarquera que la face



phage pratiquée en avant, à peu de distance bulbe.

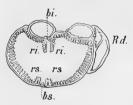


Fig. M. - Section de l'œso- Fig. N. - Section de l'œsophage pratiquée en arrière de la partie antérieure de l'anse intestinale



Fig. O. - Section de l'œsophage quée au niveau du fond de la cavité palléale.

Explication des lettres de ces trois figures : bs, bourrelet supra-æsophagien; bi, bourrelet infra-æsophagien; rs, replis supra-æsophagiens; ri, replis infraesophagiens; p. es. dr, poche esophagienne droite; p. es. g, poche esophagienne gauche; R. d, section du rein droit. - Sur les figures N et O, on voit au-dessus de l'œsophage les sections des deux branches de l'anse intestinale.

interne des replis supra et infra-œsophagiens est lisse, tandis que leur face externe est couverte des mêmes papilles qui tapissent les poches œsophagiennes dont il va être maintenant question.

L'espace compris entre les quatre replis que nous venons de décrire (fig. M) doit être considéré comme l'œsophage proprement dit; les espaces situés latéralement nous paraissent correspondre aux poches œsophagiennes des Diotocardes: ce sont la poche asophagienne droite (fig. M, p. &s. dr.) et la poche &sophagienne gauche (p. &s. g.) Les poches œsophagiennes sont garnies intérieurement sur toute leur surface de papilles nombreuses et serrées qui lui donnent un aspect velouté (pl. IV, fig. 11). Ces papilles qu'on retrouve, avec quelques variations, chez les Diotocardes (H. Wegmann 884; M. A. Amaudrut 898), sont présentes aussi sur la face correspondante des replis supra et infra-æsophagiens (fig. M). Elles n'ont pas toutes la même dimension: dans la partie antérieure de la poche æsophagienne droite on en trouve de notablement plus longues que partout ailleurs.

Dans la région antérieure de l'œsophage, la cavité des poches œsophagiennes peut, par un dispositif spécial, être complètement séparée de la cavité de l'æsophage proprement dit: ainsi qu'il est indiqué sur la fig. M, les bords des replis infra-œsophagiens droit et gauche peuvent s'accoler respectivement avec les bords des replis supraœsophagiens droite et gauche, ou du moins il n'y a pas de doute que cet accolement puisse avoir lieu chez l'animal vivant: en effet, les replis infra-œsophagiens ont leurs bords minces et tranchants tandis que les replis supraœsophagiens ont leurs bords creusés en forme de gouttière (fig. M): le bord tranchant des premiers peut donc s'insinuer dans la gouttière des seconds en produisant une adhérence suffisante des replis : de cette manière seraient donc réalisées, au point de vue physiologique, de véritables poches œsophagiennes très profondes. Cet accolement des replis peut se produire dans toute la région antérieure de l'œsophage située en avant de l'anse intestinale: c'est en effet au niveau de la partie la plus antérieure de cette anse que les bords des replis œsophagiens perdent brusquement cette structure spéciale (pl. IV, fig. 41, point marqué d'un astérisque \*): en arrière de ce point les bords des replis infra-æsophagiens cessent d'être tranchants, et deviennent mousses et épais; de même, la gouttière des replis supra-œsophagiens subit une transformation correspondante en arrière de ce niveau.

Postérieurement, les replis œsophagiens deviennent

graduellement moins importants et ne peuvent plus venir au contact, de sorte que les poches œsophagiennes ne sont plus distinctes de l'œsophage proprement dit, comme elles pouvaient l'être en avant. Il est impossible d'assigner une limite postérieure précise aux poches œsophagiennes: en effet les replis supra et infra-œsophagiens ne diminuent d'importance que peu à peu, d'autre part les papilles qui tapissent les parois des poches conservent le même aspect très loin en arrière.

La cavité de ces poches œsophagiennes n'est pas régulièrement calibrée; mais toutes deux présentent des anfractuosités peu profondes, irrégulièrement disposées. Comme l'œsophage est plus large dans le voisinage du bulbe qu'en arrière, les anfractuosités sont également plus profondes en avant: en particulier, la paire la plus antérieure de ces anfractuosités est bien développée, et forme deux courts culs-de-sac qui correspondent certainement aux dilatations antérieures des poches œsophagiennes des Diotocardes. Dans ces culs-de-sac, les papilles présentent de grandes variations: très développées en certains points, elles s'atrophient ou même disparaissent en d'autres points.

Nous devons maintenant indiquer les transformations que subissent les replis supra et infra œsophagiens en avant et en arrière.

1º Replis et bourrelet infra-æsophagiens. — Ceux-ci s'étendent en avant presque jusqu'au niveau des lèvres antérieures de la languette inférieure. A ce niveau, qui est en même temps la limite antérieure des poches œsophagiennes, l'extrémité de chaque repli infra-æsophagien vient finir tout près de l'extrémité du repli supra-æsophagien correspondant (pl. IV, fig. 41).

En arrière, les replis infra-œsophagiens conservent un bord tranchant jusqu'au point à partir duquel l'accolement des replis supérieurs et inférieurs ne peut plus avoir lieu; au-delà, le bord devient mousse et épais et conserve cette structure très loin en arrière; en même temps, la hauteur des replis s'atténue de plus en plus; d'autre part le bourrelet infra-œsophagien augmente au contraire d'importance.

Ces transformations sont faciles à suivre sur les figures M, N, O qui représentent des sections de l'œsophage à différents niveaux; on remarquera sur les figures N et O un déplacement des replis de bas en haut et inversement, comme nous l'expliquerons un peu plus loin, à propos de la torsion de l'œsophage.

2º Replis et bourrelet supra-æsophagiens. — Dans la région antérieure et moyenne de l'œsophage, le bourrelet supraœsophagien n'est constitué que par un plissement insignifiant de la paroi, tandis que les replis supraœsophagiens sont très saillants (fig. M, N). En arrière, le bourrelet supra-œsophagien s'accroît de plus en plus et devient bientôt plus saillant que les replis supra-œsophagiens, lesquels, au contraire, diminuent de hauteur (fig. 0). Dans la partie antérieure de l'æsophage, le bourrelet supra-æsophagien disparaît complètement; entre les deux replis supra-œsophagiens, on trouve au niveau de la partie postérieure de la languette inférieure, une gouttière profonde et à parois irrégulières; plus en avant encore, les deux replis s'écartent l'un de l'autre en limitant un espace triangulaire qu'on peut homologuer à la languette supérieure de l'œsophage des Diotocardes (fig. 11 et fig. C, l. s.); elle diffère de la languette inférieure en ce sens qu'elle n'est pas saillante, mais plutôt concave; sa moitié postérieure porte des plissements irréguliers; sa moitié antérieure située au niveau de la partie saillante et plissée de la languette inférieure est lisse et fortement excavée en forme de gouttière suivant la ligné médiane; elle se raccorde directement par sa forme et par sa direction au plafond de la cavité buccale et notamment aux deux

épaississements lamelleux décrits plus haut, dont elle n'est séparée que par deux petits sillons obliques (pl. IV, fig. 11).

Torsion de l'æsophage. — Nous avons supposé dans les lignes qui précèdent que l'æsophage présente une disposition symétrique: il n'en est rien, car il subit un mouvement de torsion d'environ 180° dont les trois figures M, N et O peuvent donner une idée; le système des replis et des bourrelets supra-æsophagiens situés en avant à peu près dorsalement à partir de la languette supérieure passe du côté gauche, puis au-dessous; de même les productions similaires infra-æsophagiennes situées au dessous dans la partie antérieure de l'æsophage, remontent à droite à un niveau un peu plus postérieur, puis se trouvent reportées presque dorsalement plus en arrière. L'aorte, qui est intimement accolée au tube digestif dans la région considérée, subit une torsion comparable et de même sens (pl. V, fig. 18, ao.); nous y reviendrons plus loin (p. 174).

Anse intestinale. — La figure 18 de la pl. V représente le trajet de l'anse intestinale qui recouvre en partie l'œsophage et s'étend très loin en avant, suivant une disposition similaire de celle qu'on connaît chez les Haliotis. Les sections de l'anse intestinale qui sont représentées sur les figures schématiques N et 0 donnent une idée de sa structure. Sa paroi interne présente de nombreux replis (non figurés) qui naissent, comme de coutume, à droite et à gauche du repli rectal. Celui-ci est représenté dans la partie gauche de l'anse par un bourrelet saillant (fig. N et 0), et à droite au contraire par une dépression en forme de sillon.

Examen du travail de M. F. Woodward. — Les poches œsophagiennes ont été bien observées par M. F. Woodward; les papilles qui revêtent ces poches sont recouvertes, suivant l'auteur, par un épithélium glandulaire, et leur centre est occupé par une lacune sanguine.

M. F. Woodward n'a pas remarqué que les replis supra-

et infra-æsophagiens peuvent venir au contact et isoler complètement la partie antérieure des poches æsophagiennes; la structure si particulière des bords libres de ces replis n'a pas été figurée par lui.

L'auteur anglais a décrit l'estomac, qui faisait complètement défaut dans notre spécimen incomplet; nous croyons utile de résumer ici sa description: l'æsophage parvenu à un niveau un peu postérieur à celui du cœur, débouche au moyen d'un orifice rétréci par un sphincter,

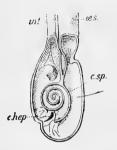


Fig. P (d'après M. F. Woodward). — Estomac ouvert: c. sp, cæcum spiral; c. hep, conduit hépatique; æs, æsophage; int, intestin.

dans l'estomac (figures P et Q). Celui-ci, situé derrière le rein droit, a la forme générale d'un U (fig. P) dont les deux branches seraient séparées par une constriction sensible; l'œsophage (æs) arrive dans la branche de droite et l'intestin part de la branche de gauche (int.). Un cœcum spiral bien développé (c. sp.) communique avec la branche de gauche; dans cette dernière s'ouvre enfin le conduit hépatique (c. hep.), tout près du repli qui sépare les deux branches.

L'auteur compare la disposition

générale de l'estomac du Pleurotomaire à celle qui est réalisée chez les Céphalopodes, qui possèdent un cæcum spiral, et dont les conduits hépatiques viennent déboucher de façon similaire.

Ce rapprochement peut avoir de l'intérêt, mais nous regrettons que l'auteur n'ait pas précisé d'autre part la comparaison qu'il fait avec les Diotocardes: ces derniers possèdent de même un caecum spiral, mais les rapports de l'œsophage et des conduits hepatiques avec l'estomac sont généralement différents: la branche droite de l'U, si développée chez le *Pleurotomaria Beyrichi*, n'existe pour

ainsi dire pas chez les Trochidés, chez lesquels l'œsophage vient s'ouvrir au voisinage du conduit hépatique et du cæcum; en outre, il existe généralement dans la famille en question (H. Fischer 892a, 23) un autre orifice hépatique, dont M. F. Woodward ne signale pas l'existence chez le Pleurotomaria Beyrichi. Si cette espèce ne possède réellement qu'un seul conduit hépatique, les homologies avec les Diocardes sont assez difficiles à établir; si au contraire

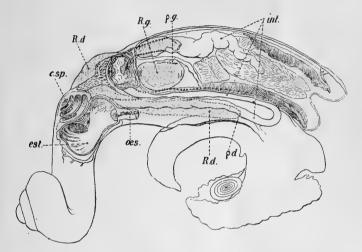


Fig. Q (d'après M. F. Woodward). — as, esophage; est, estomac; c. sp, cæcum spiral; int, intestin et rectum; Rd, rein droit; pd, orifice du rein droit; Rg, rein gauche; pg, orifice du rein gauche.

des recherches ultérieures venaient à établir l'existence d'un autre conduit hépatique, nous pourrions trouver un terme de comparaison dans le genre *Haliotis* chez lequel l'estomac, pourvu de deux orifices hépatiques, présente une branche antérieure allongée (H. Wegmann, 884) comme chez les Pleurotomaires; mais nous pensons qu'il serait prématuré, dans l'état actuel de nos connaissances de préciser les homologies de l'estomac des Pleurotomaires.

La figure Q ci-jointe, empruntée comme la précédente au travail de l'auteur anglais, montre bien la disposition générale de l'estomac et de l'intestin : après avoir quitté l'estomac, l'intestin s'avance très loin en avant, revient en arrière en formant l'anse que nous avons décrite plus haut, s'infléchit en traversant le cœur, puis revient en avant jusqu'à l'anus.

Considérations générales sur la partie antérieure de l'appareit digestif. — Grâce à l'excellent travail comparatif publié par M. A. Amaudrut sur la partie antérieure du tube digestif des Gastéropodes, il nous est possible de chercher à établir les homologies des parties similaires chez le Pleurotomaria Beyrichi.

Nous constatons tout d'abord que les poches buccales de l'espèce qui nous occupe gardent une conformation très simple : ce sont des dépressions très imparfaitement séparées de la cavité buccale, dans laquelle elles s'ouvrent aussi largement que possible; en outre elles communiquent l'une avec l'autre par un sillon qui les réunit antérieurement. Chez d'autres Diotocardes, tels que les Turbo, Haliotis et chez les Patella (A. Amaudrut, 898, 177), les poches buccales présentent une bien plus grande netteté et forment deux sacs dilatés très distincts de la cavité buccale. On peut interpréter le faible développement de ces poches chez les Pleurotomaires comme un état plus primitif de ces organes, mais des études embryogéniques seraient nécessaires pour étayer cette opinion. Un fait assez curieux est que dans le genre Ampullaria, un des rares Monotocardes possesseurs de poches buccales, ces organes sont réduits à deux sillons (A. Amaudrut, 898, 199) qui paraissent avoir au moins quelque analogie de forme avec ce que nous avons décrît chez le Pleurotomaria.

D'après les hypothèses admises par l'auteur précité (898, 200), les formes les plus archaïques (Chitonidés) doivent être considérées comme ayant une paire de glandes

salivaires et une paire de poches buccales « ... s'ouvrant séparément dans le plancher buccal. Chez les Diotocardes, la glande salivaire est différenciée de la poche et son canal excréteur se rapproche de celle-ci au point de déboucher dans son intérieur; mais ce rapprochement s'est produit par degrés. Chez Haliotide, Fissurelle, Turbo, la partie terminale du canal excréteur s'ouvre en avant de la poche et forme la petite cavité à paroi lisse qui précède la grande à parois plissées. Chez Nérite, Navicelle, Cyclophore, Ampullaire, le canal excréteur s'ouvre dans la partie postérieure de la poche qui est alors simple. Ces différences de relations qui existent entre le canal excréteur et la poche buccale tiennent sans doute au déplacement d'avant en arrière de la partie fondamentale de la glande salivaire. » Notre étude du Pleurotomaria Beyrichi ne vient pas confirmer cette manière de voir car ses glandes salivaires ne s'ouvrent pas dans la partie antérieure des poches buccales, mais bien dans la partie postérieure. Les questions d'homologie de ces formations chez les Chitonidés et chez les Gastéropodes (ainsi que la signification des deux paires de glandes salivaires des Patellidés) présentent donc encore bien des obscurités.

L'étude de la radule du *Pleurotomaria Quoyana* nous a permis de formuler dans un précédent travail (898, 140) des conclusions générales auxquelles nous renvoyons le lecteur : elles sont confirmées par la grande analogie de structure que nous avons constatée chez le *Pl. Beyrichi*. Les Pleurotomaires présentent donc, parmi les Gastéropodes prosobranches, des caractères remarquablement primitifs par les transitions très ménagées qu'on observe entre les dents d'une série transversale (les Chitonidés eux-mêmes sont plus différenciés à ce point de vue). La présence des dents à brosses, constatée maintenant chez trois espèces, paraît caractéristique du genre *Pleurotomaria*.

Les cartilages du bulbe, ainsi que nous l'avons dit plus haut, ont une disposition comparable à celle des Trochidés. Il eût été intéressant d'établir les homologies précises de leurs muscles avec les muscles similaires des Gastéropodes, étudiés en grand détail par M. A. Amaudrut (898, 46); mais à cause de la nécessité où nous nous trouvions de ne pas léser le système nerveux stomato-gastrique de notre unique spécimen, nous n'avons pas pu pousser assez loin la dissection de ces muscles pour aborder cette discussion avec quelque chance de succès.

Les poches esophagiennes du Pleurotomaria Beurichi. encore mal séparées de l'œsophage et n'ayant pas de limite postérieure précise, paraissent surtout comparables à celles des Turbo, qui, d'après la description de M. A. Amaudrut (898, 189) forment avec l'œsophage « ... une masse allongée, plus large en avant qu'en arrière, assez régulièrement conique et dépourvue de prolongements ou de boursouflures des poches sur les faces latérales du bulbe et sous la face postérieure de celui-ci ». Elles sont également délimitées, chez ces Diotocardes, par les replis supra- et infra œsophagiens (désignés par M. A. Amaudrut par les noms de replis supérieurs et replis inférieurs). Ces poches ont encore une disposition très analogue chez les Trochidés, avec cette différence que les deux replis infraœsophagiens y subissent une réduction très marquée. Dans les genres Patella, Haliotis, les poches œsophagiennes présentent en avant une dilatation très nette : c'est un premier degré de spécialisation de ces organes, qui se séparent de mieux en mieux de la cavité de l'œsophage et s'étendent de moins en moins loin en arrière, dans d'autres formes telles que les Fissurella, les Nerita et chez certains Monotocardes (Cyclophorus, Ampullaria). On peut donc concevoir une série de formes dont les plus primitives (Pleurotomaria, Turbonidés) possèdent des poches œsophagiennes mal séparées de l'œsophage et sans limite nette en

arrière, tandis que d'autres plus différenciées acquièrent graduellement des poches si bien isolées qu'elles sont pédonculées chez certaines formes et si nettement terminées en arrière qu'elles peuvent même présenter des dilatations postérieures (Cyclophorus).

Nous avons fait remarquer plus haut (p. 165) que les poches œsophagiennes du Pleurotomaria Beyrichi n'ont pas un calibre constant, et qu'elles présentent au contraire des anfractuosités disposées irrégulièrement: il est intéressant de constater que ces anfractuosités ont également été observées chez d'autres formes, même chez des genres de Monotocardes, assez éloignés par conséquent des Pleurotomaires: dans les Paludina vivipara, par exemple, M. A. Amaudrut (898, 202) décrit l'æsophage, où on retrouve nettement les bourrelets supra-œsophagiens, tordus comme à l'ordinaire, et «... à droite et à gauche de ceux ci, on observe des boursouflures blanchâtres, d'aspect glandulaire, plus fortes en avant qu'en arrière, et qui, comme les bourrelets, se terminent à l'endroit où l'aorte passe de gauche à droite. A ce niveau la série des boursouflures de droite occupe la face supérieure de l'œsophage, tandis que la série de gauche occupe la face inférieure. Il est à remarquer que dans la partie antérieure de l'œsophage, les boursouflures sont situées au dessous des bourrelets et que par suite, elles appartiennent à la face inférieure de l'œsophage; on peut donc les considérer comme les homologues des poches œsophagiennes des Diotocardes. »

Ces boursouflures décrites, par M. Amaudrut, et les anfractuosités des poches des Pleurotomaires, nous paraissent deux formations tout à fait comparables (L'auteur signale un autre point de rapprochement entre les Diotocardes primitifs et les Paludines: c'est l'absence de limite postérieure bien nette à la région correspondant, chez cette dernière forme, aux poches œsophagiennes).

Les lignes qui précèdent suffisent à donner une pre-

mière idée de l'évolution des poches œsophagiennes à partir des Prosobranches les plus primitifs; on sait d'autre part que les auteurs s'accordent généralement à considérer ces poches comme équivalentes à celles qu'on connaît sous le nom de glandes à sucre chez les Chitonidés.

La torsion de 180° que subit l'æsophage des Pleurotomaires est un fait d'une portée très générale; mais il est intéressant de constater que dans ces Prosobranches très primitifs, cette torsion se fait tout entière sur une très faible longueur et dans la région la plus antérieure de l'æsophage, immédiatement en arrière du bulbe. C'est également à ce niveau qu'on trouve, disposées obliquement, la branche nerveuse sus-intestinale et la branche antérieure de l'aorte (pl. V, fig. 48.) Ces particularités s'expliquent facilement si l'on réfléchit que la torsion de 180° des Gastéropodes Diotocardes n'est pas une simple hypothèse, mais bien un phénomène qui se produit réellement au cours du développement, le manteau et le sac viscéral subissant une rotation d'une demi-circonférence par rapport à l'ensemble formé par la tête et le pied (voir plus haut, page 138). Or chez les Pleurotomaires, le manteau s'étend très loin en avant, et la région où a dû nécessairement de faire la torsion est restée très courte, même chez l'adulte; l'abondance si remarquable du tissu conjonctif a probablement contribué chez ces Diotocardes primitifs, à empêcher tout déplacement des organes internes par rapport aux téguments, auxquels ils sont si fortement unis : c'est précisément en cet endroit, à la jonction du manteau et de la partie antérieure du corps, que nous observons cette torsion en masse des organes internes, et nous n'en trouvons plus d'indication en arrière, dans les organes situés au-dessous de la partie moyenne et de la partie postérieure de la cavité palléale (nous laissons ici de côté l'enroulement du sac viscéral dans la coquille, qui est un phénomène indépendant de la torsion de 180°). M. A. Amaudrut a déjà attiré l'attention sur la simultanéité de la torsion du tube digestif, de la commissure nerveuse et de l'aorte (898, 256); la situation très antérieure de cette région tordue s'observe fréquemment chez les Diotocardes, dont la partie céphalique est généralement courte; au contraire, lorsqu'on arrive aux Monotocardes, chez lesquels cette partie est plus ou moins allongée, la torsion s'opère moins brusquement et sur une région intermédiaire plus longue.

Le même auteur fait observer que chez les Prosobranches primitifs, les organes internes n'ont pas une distribution aussi précise que chez les formes supérieures, où la cavité antérieure du corps ne contient que la portion antérieure du tube digestif, l'estomac et l'intestin étant logés dans la cavité postérieure; au contraire, chez certains Diotocardes (Haliotis), une portion de l'anse intestinale s'avance jusqu'au niveau du bulbe. Il en est à peu près de même chez les Pleurotomaires, et l'intestin y est accompagné par une partie notable du rein droit; notons également que les glandes salivaires sont ramassées et que leur canal excréteur est fort court; en un mot, la céphalisation est très peu avancée dans ce type primitif, qui a quelque rapport à ce point de vue avec les Chitonidés.

## Appareil circulatoire

A part quelques fragments d'artère que nous avons décrits et figurés dans notre étude du *Pl. Quoyana*, l'appareil circulatoire des Pleurotomaires était resté, jusqu'ici, complètement inconnu. Malgré la disparition presque totale du tortillon de notre animal nous avons pu, comme on va le voir, jeter sur cet important système une lumière assez complète.

1º Chambre péricardique et cœur. — La chambre péricardique de notre spécimen était gravement lésée en arrière.

Elle occupait le fond de la chambre palléale, en contact à droite avec la partie postérieure du rein gauche, à gauche et en dessous avec les parties avoisinantes du rein droit ; à travers sa paroi fort mince, on distinguait très bien, par transparence, les trabécules jaunâtres de ce dernier. Les deux faces antérieures de la chambre se rencontraient en avant suivant un angle assez aigu (pl. IV, fig. 13) auguel venait se fixer l'extrémité distale de l'oreillette droite (or. d.) et, immédiatement à gauche de celle-ci, la partie du rectum (Rect.) qui, après avoir traversé le cœur, s'enfonçait entre les deux reins pour gagner le plafond palléal. L'extrémité distale de l'oreillette gauche (or. g.) se fixait à l'angle antérieur opposé de la chambre, c'est-àdire à l'extrémité gauche du bord postérieur du rein gauche. Les parois de la chambre etaient, comme de coutume, extrêmement minces. C'est en vain que nous les avons soigneusement examinées et sondées : il nous a été impossible d'y découvrir les orifices réno-péricardiques. Il y aura lieu de reprendre cette recherche sur des exemplaires en meilleur état (voir plus loin la critique du travail de M. F. Woodward).

Comme chez les autres Diotocardes, le cœur (fig. 13 et 14) se compose de deux oreillettes (or. d.; or. g.) et d'un ventricule (V.) traversé par le rectum (Rect.). Le ventricule est en contact avec le plancher de la chambre péricardique, au point où ce dernier remonte contre la partie du rein droit, qui recouvre en arrière l'œsophage et l'anse rectale. A l'état de contraction où nous l'avons trouvé, il était subcylindrique, un peu plus long que large et déprimé en dessus. Il se dirige d'avant en arrière et un peu obliquement de droite à gauche. Le rectum le traverse très asymétrique ment, fort rapproché du côté droit, très éloigné du côté gauche, il résulte de cette disposition que la plus grande partie de la cavité ventriculaire se trouve à gauche du rectum, la partie droite étant fort réduite et communi-

quant avec la précédente par les espaces ventriculaires situés au-dessus et au-dessous du conduit rectal.

Les oreillettes s'insèrent à droite et à gauche du ventricule, à la partie antérieure de ce dernier, tout près du point où en sort le rectum. Elles sont fixées à la paroi ventriculaire par un étroit pédicule et à la paroi antérieure du péricarde par un pédicule beaucoup plus large. Leurs parois sont très minces, plissées et divisées en lobes nombreux qui représentent autant de culs-de-sac; elles s'étendent fort loin en arrière de leur point d'insertion sur le ventricule, et ne paraissent pas présenter les prolongements arborescents et finement ramifiés que signalent les auteurs dans les *Haliotis* et les Trochidés. Elles paraissent ressembler plutôt à celles que M. Boutan a décrites dans les *Fissurella*.

2º Système artériel. — Le système artériel du Pl. Beyrichi ne paraît comprendre que la seule aorte postérieure; la petite aorte antérieure que M. Wegmann a signalée dans l'Haliotide et M. Boutan dans la Fissurelle n'existe pas dans notre espèce, que nous avons examinée fort attentivement à ce point de vue; mais étant donné l'état imparfait du spécimen, nous n'avons nullement l'intention de nier absolument son existence. (On verra plus loin que M. F. Woodward ne la signale pas davantage dans les trois spécimens qu'il a étudiés).

L'aorte postérieure (fig. 15, 40) se détache du ventricule en arrière et à gauche, appuyée en avant contre le rectum qui, venant de la cavité antérieure, forme un coude pour pénétrer dans la cavité ventriculaire. Son orifice cardiaque est fermé par une grande valvule plissée qui forme avec la paroi artérielle une sorte de nid de pigéon ouvert du côté distal. Cette valvule (fig. 15) est à peu près aussi large que le diamètre de l'artère ; grâce à sa disposition, elle fonctionne comme les valvules sigmoïdes des Vertèbrés et,

en se relevant au moment de la diastole, doit empêcher le sang de refluer vers le cœur.

Immédiatement après sa sortie du cœur, l'aorte se bifurque à angle presque droit, une de ses branches se dirigeant en arrière, l'autre en avant et à gauche (fig. 14).

La branche postérieure a son orifice sous la valvule même, c'est-à-dire à une très faible distance du ventricule. Nous ne pouvons d'ailleurs plus longuement la décrire, car elle avait été arrachée en même temps que le tortillon et son tronc d'origine ne mesurait guère que 4 ou 5 millimètres. (D'après M. Woodward, cette branche artérielle se rend à l'estomac, au foie et aux glandes génitales comme chez les autres Gastéropodes).

Par contre nous avons pu étudier, avec quelques détails, la branche aortique antérieure. Appuyée contre la partie intestinale ascendante qui vient de quitter l'estomac, cette branche se dirige à gauche en s'insinuant sous le coude formé par la partie récurrente de l'intestin et suit en avant cette dernière, appuyée d'autre part contre les téguments qui limitent à gauche la cavité antérieure du corps. Jusqu'au niveau de l'anse intestinale sus-œsophagienne, elle conserve à peu près la même position, et ne subit qu'une torsion de gauche à droite très faible, comme les autres viscères logés dans cette partie de la cavité. Mais à partir de l'anse, elle se déplace de 180° comme ces derniers; on la voit passer obliquement de gauche à droite et d'avant en arrière au-dessus de l'œsophage dilaté (pl. V, fig. 18, Ao) puis s'introduire entre ce dernier et la paroi droite du corps, arriver sous la masse buccale et atteindre le niveau supérieur du pied en arrière de la commissure labiale et après avoir traversé les colliers nerveux.

Chemin faisant, elle émet un certain nombre de rameaux dont les orifices sont très apparents quand on a préalablement ouvert la paroi artérielle. L'aorte n'étant guère injectable dans notre spécimen, il nous a été impossible d'étudier tous ces rameaux, aussi nous borneronsnous à signaler ceux que nous avons pu suivre à quelque distance. L'un de ces rameaux se détache tout près du cœur et plonge dans le rein droit; un autre a son origine sur la partie dilatée de l'œsophage et se dirige au-dessus de l'anse intestinale. Un rameau plus volumineux part de la branche aortique au point où celle-ci se trouve comprise entre l'œsophage et la paroi droite; ce rameau, que nous avons signalé dans le Pl. Quoyana (898, fig. 8, Ao) plonge dans la paroi du corps et doit certainement irriguer ses muscles ainsi que ceux de la région columellaire (fig. G. page 150, a). Au-dessus dé ce rameau en naît un autre qui se rend manifestement dans les glandes salivaires (β). Après avoir émis le premier de ces deux rameaux, la branche aortique se dirige en avant, passe au-dessus de l'origine des cordons palléaux et, en ce point, émet un tronc ascendant qui se divise bientôt pour envoyer une artère dans la partie antérieure du bulbe radulaire (y) et une seconde en avant, dans la région labiale (δ). Après quoi la branche aortique continue à se diriger en avant, pour se diviser bientôt, comme dans le Pl. Quoyana (898, fig. 8, v) et plonger dans la masse du pied.

Les parois artérielles du *Pl. Beyrichi* nous ont paru beaucoup plus minces et plus faibles que celles des autres Prosobranches diotocardes, surtout dans les parties de la cavité antérieure du corps, où elles sont comprises entre le tube digestif et les flancs. En ces points, il est toujours très difficile et souvent impossible de les isoler complètement du tissu conjonctif serré qui les entoure, de sorte qu'elles donnent l'impression d'une lacune bien endiguée mais dont les parois seraient restées fort minces. A son origine près du cœur et dans la région de la masse buccale, elle paraît un peu plus résistante et, dans cette dernière partie du corps, devient même à peu près libre, mais dans tous les cas, nous le répétons, elle n'acquiert pas la forte

consistance qu'on lui voit chez les Prosobranches monotocardes.

3º Système veineux afférent des appareils respiratoires. Nous voici arrivés à l'un des chapitres les plus curieux de l'histoire des Pleurotomaires, et certainement des plus suggestifs. Aucun Prosobranche ne paraît présenter un système veineux et un appareil respiratoire semblables à ceux que nous allons décrire, et pourtant, il suffira de quelques modifications légères apportées à ces organes pour que soient réalisées les dispositions qu'on observe dans les divers représentants de l'ordre.

Au milieu de la partie distale des branchies, entre les extrémités élargies des lamelles branchiales, se voit un vaisseau développé et saillant qui suit toute la longueur de l'organe, depuis sa pointe libre jusqu'à son extrémité postérieure, près du rectum. Ce vaisseau qu'on observe dans les autres Prosobranches diotocardes, est la veine branchiale afférente (pl. V, fig. 18. V. aff. g. veine branchiale afférente gauche; V. aff. d. veine branchiale afférente droite); mais au lieu de pénétrer dans la branchie, comme chez ces derniers, en un point de son parcours qui varie suivant les espèces, elle l'atteint à son extremité tout à fait postérieure et y arrive par le repli palléal que nous avons décrit plus haut. Il résulte de cette disposition que les deux vaisseaux s'atténuent progressivement d'arrière en avant, tandis qu'ils offrent leur diamètre maximum au point d'afférence situé plus en avant, chez les autres Diotocardes. Les deux veines ont un point de départ commun dans un court sinus transversal (fig. 5 et fig. 18, X), qui les reunit et qui est situé tout au fond de la chambre palléale, un peu en dessous et en avant du péricarde, à l'angle où les deux veines entrent en contact par leur angle interne postéro-inférieur. Par sa position comme par ses connexions avec les veines afférentes, ce sinus est évidemment l'homologue du sinus basi-branchial des Haliotides, mais dans notre Pleurotomaire, au lieu d'être au voisinage immédiat des organes respiratoires, il en est séparé par toute la moitié postérieure de la chambre palléale. A partir de ce sinus, les deux veines afférentes se dirigent en avant (x, y) pour atteindre les branchies, mais leur trajet et leurs rapports anatomiques sont loin d'être les mêmes des deux côtés du corps.

Dès qu'elle a quitté le sinus, la veine afférente droite (x) pénètre dans la vaste chambre qui sert de conduit au rein droit, s'y dilate et y devient libre sur une grande partie de son pourtour. Elle est d'ailleurs en rapport immédiat avec le côté droit du rectum; mais après avoir quitté la chambre rénale, elle s'accole plus étroitement à ce dernier, s'insinue même en partie entre la paroi rectale et le manteau, et finit, de la sorte, par atteindre le repli palléal qui rattache au rectum l'extrémité postérieure de la branchie droite. Ainsi mise en relation avec les lacunes rectales, la veine pénètre dans le repli qu'elle occupe presque en entier et ne l'abandonne que pour atteindre la branchie qu'elle suivra jusqu'à la pointe, en diminuant progressivement de volume, comme nous l'avons dit plus haut.

De l'extrémité opposée du sinus transversal naît la veine afférente gauche (y). Celle ci se dirige obliquement en avant en passant sur la face inférieure du rein gauche, effleure à droite l'orifice  $(\rho g)$  de ce rein, atteint le manteau, puis faisant un angle aigu avec le bord rénal antérieur, atteint le repli palléal (\*) de la branchie gauche à 5 ou 6 millimètres de cette dernière, c'est-à-dire à une très grande distance du rectum. Cela fait, il ne lui reste plus qu'à suivre la partie la plus élevée du repli pour atteindre l'organe respiratoire.

Le mauvais état des parties postérieures de notre animal ne nous a pas permis d'étudier les rapports vasculaires que les deux veines afférentes présentent avec les reins. Tout ce que nous pouvons dire, c'est que le sinus transversal situé à leur base paraît se prolonger latéra-lement en arrière des deux vaisseaux, et que le sang du rein droit ne peut guère y arriver que par la branche latérale correspondante. On sait, en effet, que ce rein s'étend fort loin en avant dans la cavité antérieure du corps, mais nous avons observé qu'entre le sinus et la branchie, les parties du manteau qui rattachent la veine afférente droite à la paroi du corps sont très peu vascularisées, de sorte que le sang du rein ne saurait arriver en quantité notable dans la veine en suivant cette direction.

Malgré leurs dimensions assez fortes, les veines afférentes que nous venons de décrire ne conduisent aux branchies qu'une partie du sang veineux; le reste de ce liquide, par des voies tout autres, se rend à un appareil respiratoire particulier dont l'organe essentiel n'est rien autre chose que le réseau anfractueux situé entre les deux branchies, dans la moitié antérieure du plafond palléal et représenté en détail pl. II, fig. 1. Les veines palléales, qui amènent le sang à ce réseau, sont constituées par deux troncs qui prennent naissance l'un à droite, l'autre à gauche dans la cavité antérieure du corps (pl. III, fig. 5, v. p. dr., v. p. g.), traversent les parois de cette cavité, atteignent la moitié correspondante du manteau et viennent se réunir au fond de l'échancrure où ils forment, par leur réunion, la puissante veine axiale (fig. 1 et 5, v. ax) qui parcourt le réseau respiratoire d'avant en arrière.

La veine palléale du côté gauche  $(v.\ p.\ g.)$  (1) est, de beaucoup, la plus développée; son orifice dans la cavité antérieure du corps se voit sur les parois de cette cavité, entre les points où y plonge le nerf palléal secondaire gauche et la branche sus-intestinale de la commissure

<sup>(1)</sup> Dans cette figure schématique (pl. III, fig. 5) chaque veine palléale est figurée comme un conduit unique, sans tenir compte de ses ramifications dont il va être question.

viscérale, d'ailleurs beaucoup plus près de ce second point que du premier. C'est un énorme pertuis en forme de fente, long de 2 millim., relativement large et dirigé un peu obliquement de haut en bas et d'avant en arrière; ce pertuis se continue dans les parois gauches du corps sous la forme d'un entonnoir qui se rétrécit rapidement, grâce sans doute aux contractions violentes qu'ont subies les muscles de cette région. Ayant son calibre ainsi réduit, le vaisseau s'avance dans les muscles, atteint en un point assez inférieur la ligne d'attache du manteau, puis remonte à gauche dans ce dernier : chemin faisant il se rapproche peu à peu du bord palléal libre dont il suit les inflexions, et arrive non loin de ce bord quand, après un assez long trajet, il finit par atteindre le fond de l'échancrure palléale (pl. V, fig. 18, v. p. q.) Pendant ce trajet, la veine émet dans l'épaisseur du manteau des branches accessoires qui forment par division un réseau vasculaire, dont le sang se rassemble un peu plus loin (au moins en partie), dans de petits vaisseaux convergents qui se jettent dans la même veine (fig. R). Nous reviendrons plus bas sur cette disposition.

L'orifice de la veine palléale droite se trouve sur la paroi opposée de la cavité du corps, au point où s'y attache la branche artérielle columellaire. Cet orifice est deux fois plus petit que celui de la veine précédente, mais la cavité infundibuliforme qui lui fait suite se retrécit peu, de sorte que le vaisseau atteint à peu près de suite son calibre normal. Il plonge verticalement dans les muscles circonvoisins, devient presque superficiel un peu en arrière de la ligne d'attache du manteau, puis se divise en deux branches qui restent peu éloignées l'une de l'autre, et atteignent le manteau à une petite distance de sa ligne médiane inférieure. Arrivées en ce point, les deux veines se divisent assez rapidement et forment un réseau palléal assez riche, qui se continue certainement en dessous avec

le réseau palléal du côté gauche. Dans ces branches anastomotiques diverses, la veine palléale nous a semblé perdre son individualité, ou plutôt faute d'injections suffisamment bonnes, il nous a été impossible de la distinguer parmi les grosses branches du réseau. Mais cet état indifférent disparaît peu à peu à mesure qu'on remonte à droite

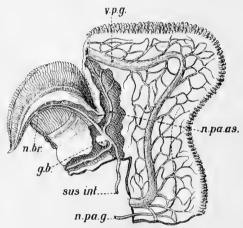


Fig. R. — Moitié gauche de la collerette palléale, vue du côté interne, et pointe de la branchie gauche. La région de la collerette située à gauche en haut et représentée sectionnée sur cette figure est celle qui avoisinait le milieu de l'échancrure palléale. — vpg, veine palléale gauche (la flèche indique le sens du cours du sang); sus int, branche sus-intestinale de la commissure viscérale (la branche commissurale est figurée, rejoignant la précédente au-dessous du ganglion branchial); gb, ganglion branchial; n br, nerf brachial; n pa as, nerf palléal asymétrique gauche; n pa g, nerf palléal symétrique gauche.

vers le plafond palléal; la veine palléale apparaît de nouveau très nettement individ ualisée, elle se rapproche progressivement du bord du manteau et au fond de l'échancrure palléale, vient se réunir à la veine afférente gauche. Dans son trajet à l'intérieur du manteau, cette dernière s'est comportée, nous l'avons vu, comme la veine droite, émettant au

début des branches importantes qui affaiblissent son calibre et alimentant de la sorte un réseau palléal aussi riche que le précédent. Mais comme la veine palléale gauche est beaucoup plus forte que celle du côté droit, elle ne perd jamais son individualité et dans sa partie distale redevient particulièrement forte; c'est alors qu'elle se continue directement dans la veine axiale du réseau respiratoire après avoir reçu la veine palléale du côté droit, qui semble jouer vis-à-vis d'elle le rôle de simple satellite.

Il résulte de la disposition précédente que la collerette palléale est occupée tout entière par un plexus vasculaire absolument continu, que les veines afférentes du réseau respiratoire alimentent d'abord ce plexus et, plus loin, en recueillent le sang. Il y a là comme une sorte de système porte palléal (fig. R) qui s'intercale sur le trajet du sang destiné au réseau respiratoire, et dans lequel se produit, à coup sûr, un commencement d'hématose.

Après avoir subi ce commencement d'oxydation dans le plexus que nous venons de décrire, le sang amené par les deux veines palléales s'engage dans la veine axiale qui parcourt en son milieu le réseau respiratoire du plafond palléal. Il se rend ensuite dans les nombreuses branches émises à droite et à gauche par cette veine, pénètre dans leurs ramuscules anastomosés et, à cause de l'abondance extrême de ces ramuscules, subit certainement une hématose très complète. Il arrive de la sorte dans un vaste sinus collecteur (fig. 5, S. C.) situé à la base du raphé branchial et, comme nous le verrons plus loin, il s'y mêle au sang hématosé qui a traversé les lamelles branchiales.

Là ne se limite pas, tant s'en faut, l'irrigation veineuse du plafond palléal. En arrière du réseau respiratoire, c'està-dire depuis l'anus jusqu'au rein gauche, ce plafond renferme un réseau moins riche qui passe par tous les degrés au précédent, mais qui devient moins vasculaire et moins anfractueux à mesure qu'on s'en éloigne. Dans ce réseau

postérieur la marche du sang doit être assez irrégulière, car elle est contrariée par celle du sang des veines branchiales afférentes. A ce niveau, en effet, les branches ultimes viennent aboutir, soit au sinus péri-rectal qui communique largement avec la veine branchiale afférente du côté droit, soit à cette veine afférente elle-même, soit à celle du côté gauche. Certaines de ces branches communicantes sont assez importantes, ainsi que le montrent des injections poussées dans la veine axiale du réseau respiratoire; l'une d'elles, particulièrement forte, prolonge en arrière ce dernier vaisseau, suit le bord droit du rectum et vient s'ouvrir largement dans la veine branchiale afférente droite, au point où se trouve l'extrémité rectale du repli branchial correspondant. Une autre plus grêle, mais beaucoup plus longue, se dirige en arrière au centre du plafond palléal, atteint le long repli de la branchie gauche, le suit sur une grande partie de sa longueur et finalement aboutit à la veine branchiale afférente du même côté. Dans tous les cas, le sang qui traverse ce réseau postérieur ne se rend pas au cœur, mais bien dans les branchies, par les veines branchiales afférentes: d'où l'on peut conclure que le pouvoir d'hématose de cette région postérieure de la cavité palléale est certainement peu développé.

4º Système efférent des appareils respiratoires ou système cardiaque afférent. — Nous venons de voir que le sang veineux des Pleurotomaires se répartit dans trois ordres de vaisseaux : 1º dans les veines afférentes branchiales qui le conduisent aux branchies ; 2º dans les veines palléales qui vont le distribuer au réseau respiratoire situé dans la moitié antérieure du plafond formé par le manteau ; 3º dans le réseau moins riche qui occupe la moitié postérieure du plafond palléal. Puisque le sang de ce dernier réseau se rend aux veines branchiales afférentes, il ne nous reste,

en fait, qu'à étudier le retour au cœur du sang qui a traversé les deux premiers systèmes.

La disposition est des plus simples. Le sang qui s'est hématosé dans chacune des moitiés du réseau respiratoire palléal se rend, comme nous l'avons vu, dans un sinus collecteur (s. c.) situé à la base du raphé d'attache de la branchie correspondante. Ce sinus est très vaste, tapissé par des fibres conjonctives et traversé, dans sa moitié la plus éloignée de la branchie, par des trabécules irréguliers et très nombreux ; il prend son origine à l'extrémité antérieure du raphé branchial, se dirige en arrière en augmentant progressivement de volume et atteint de la sorte l'extrémité postérieure de la branchie où nous le retrouverons plus loin. Quant au sang qui a traversé les lamelles branchiales, il se réunit à la base même de la branchie dans une veine branchiale efférente qui suit toute la longueur de l'organe en s'atténuant en pointe à ses deux extrémités. Les veines branchiales efférentes ne se prolongent pas au-delà des branchies ; séparées du sinus collecteur correspondant par un coussinet de tissu conjonctif, elles communiquent avec le sinus par des lacunes creusées dans ce tissu, et leur sang vient s'y déverser par une série de larges orifices disposés en lique droite. Ainsi, tout le sang hématosé vient finalement se réunir dans le grand sinus collecteur qui se trouve dans le manteau à la base de chaque raphé branchial.

A l'extrémité postérieure de chaque branchie, chaque sinus collecteur devient une grande veine collectrice qui conduit au cœur la totalité du sang hématosé. La veine collectrice droite (v. coll. dr.) suit exactement la ligne d'attache du manteau, appuyée en dehors contre la branche droite (sus-intestinale) de la commissure viscérale; elle côtoie de la sorte la partie gauche du conduit excréteur du rein droit, puis abandonne la branche commissurale, qui passe au-dessus d'elle, et va se jeter dans l'oreillette

droite, en arrière du point de rencontre des deux reins. La veine collectrice gauche (v. coll. g.) a des rapports moins étroits avec la branche commissurale correspondante; elle l'abandonne bientôt, pour atteindre le bord postéro-externe du rein gauche et s'ouvrir dans l'oreillette gauche à l'extrémité droite de ce bord.

## Appareil respiratoire

Il résulte de ce qui précède que le *Pl. Beyrichi* (et vraisemblablement aussi le *Pl. Adansoniana*) présente deux appareils respiratoires contigus : les branchies bipectinées et le réseau palléal situé entre ces dernières. Nous laisserons de côté le plexus de la collerette formée par le manteau et le réseau postérieur du plafond palléal, ces organes n'ayant qu'une faible puissance d'hématose et le sang qui les traverse allant se régénérer complètement dans l'un ou l'autre des deux autres systèmes.

1° Les branchies. — Les branchies (pl. II, fig. 1) sont presque symétriquement situées à droite et à gauche du dos, portées sur un raphé qui s'élève du manteau. Dans notre animal, la partie du manteau qui séparait la branchie droite des parois du corps mesurait de 1 à 2 millimètres de largeur; à gauche le même intervalle pouvait atteindre jusqu'à 3 millimètres.

Les deux branchies sont à peu près parallèles mais sensiblement inégales; dans notre exemplaire celle de droite avait 31 mill. de longueur et celle de gauche 4 mill. de plus; leur largeur au milieu était d'environ 4 mill. Ainsi que nous l'avons déjà fait observer, ce sont là des dimensions très faibles pour un animal d'aussi grande taille et dont la chambre palléale ne mesure pas moins de 54 millim. de longueur. En avant du raphé, la pointe branchiale libre atteint 9 à 10 millimètres.

Les lamelles branchiales (pl. III, fig. 6), viennent se fusionner, par une large base, dans une masse axiale de tissu conjonctif peu lacunaire qui prolonge le raphé et aboutit à la veine afférente branchiale. Ces lamelles ne sont pas exactement semblables des deux côtés du raphé; celles qui se trouvent en dehors (à gauche sur la fig. 6), sont un peu plus courtes et plus larges, celles qui regardent le dos (à droite sur la fig.), plus étroites et plus longues. Leur bord externe est convexe, leur bord interne légèrement arqué; elles s'atténuent assez régulièrement de la base au sommet, qui est largement obtus. Leurs deux faces présentent des plis transversaux très légers qui s'arrêtent à une assez grande distance du bord externe, à une distance moins grande du bord interne. Ces parties dépourvues de replis sont occupées par deux vaisseaux marginaux qui paraissent communiquer largement au bord de l'extrémité obtuse de chaque lamelle; bien que nos injections soient restées très insuffisantes en ces points, nous avons reconnu, par l'examen de coupes sériées, que le vaisseau du bord interne est une branche afférente venant de la veine branchiale afférente. Il est tout d'abord nettement endigué, mais non loin de l'extrémité de la lamelle, ses parois cessent d'être distinctes, et il se continue par un trajet lacuneux avec le vaisseau du bord externe. Celui-ci est renforcé intérieurement, sur tout son trajet, par un revêtement de substance amorphe; il vient déboucher très nettement dans la veine branchiale efférente (v. br. eff.).

Entre le vaisseau afférent et les replis on voit manifestement, dans chaque lamelle, un réseau anastomotique fort étroit, semblable à celui que M. Wegmann a figuré à la même place dans l'Haliotide (884, Pl. XIX, fig. 7); un semblable réseau a été vu de l'autre côté dans l'Haliotide par le même auteur; dans notre spécimen, il est certainement plus réduit que le précédent, car nous n'avons pas réussi à l'apercevoir par l'examen direct de la lamelle bran-

chiale. Mais l'étude microscopique des coupes pratiquées dans ces lamelles montre également le réseau en question : on voit que le vaisseau afférent communique à intervalles rapprochés avec les lacunes comprises dans l'épaisseur de la lamelle ; du côté opposé, l'observation des coupes supplée à l'insuffisance de l'observation directe en montrant les communications des lacunes avec le vaisseau efférent dont les parois ont, à cet effet, de fréquentes solutions de continuité.

Les lamelles branchiales paraissent plus serrées dans le *Pl. Beyrichi* que dans le *Pl. Adansoniana*; d'après M. Dall (889, 401) il y en aurait, de chaque côté du raphé, 4 par mill. dans cette dernière espèce, tandis qu'il y en a 10 en moyenne dans la nôtre.

La veine branchiale afférente  $(v.\ br.\ aff.)$  fait une saillie très proéminente entre les extrémités libres des lamelles. A l'intérieur (fig. 7) son plancher est perforé, à droite et à gauche, par des fentes un peu obliques et fort étroites qui s'atténuent vers la ligne médiane sans l'atteindre. Ces fentes sont les orifices des vaisseaux afférents des lamelles, et existent en même nombre que ces dernières. Immédiatement en dehors des fentes se trouve de chaque côté un cordon assez saillant, très riche en fibres musculaires (fig. 6 et 7, x), cordon de soutien qui suit la veine afférente sur toute sa longueur.

La veine branchiale efférente (fig. 6, v. br. eff.) présente de chaque côté, au voisinage de sa partie distale, deux cordons de soutien semblables, mais plus saillants et plus développés. Le cordon supérieur (y) est étroit; celui de dessous (z) est plus haut et bien plus large; dans la partie la plus antérieure de la branchie, on ne trouve plus qu'une seule de ces formations. Ces cordons rétrécissent à leur niveau la cavité de la veine et la divisent en deux étages superposés, l'un supérieur en relation avec les lamelles, l'autre inférieur logé dans le raphé branchial au-dessous de

celles-ci. L'étage supérieur est fort exigu; il se termine par un plafond (fig. 8, a) dans lequel sont creusées des fentes paires qui correspondent exactement aux lamelles. Ces fentes sont plus courtes, mais bien plus larges et plus apparentes que celles de la veine afférente; comme ces dernières, d'ailleurs, elles n'atteignent pas la ligne médiane. On doit les considérer comme les orifices efférents des lamelles branchiales. La chambre inférieure est beaucoup plus vaste que la précédente. Son plancher (β) est creusé de longues fentes, assez irrégulières, qui conduisent dans les lacunes du coussinet conjonctif sous jacent et, par leur intermédiaire, dans le grand sinus collecteur (s. c.). Quand on examine ces fentes sur de bonnes préparations, il n'est pas difficile de voir qu'elles donnent dans un espace très lacuneux où sont tendus transversalement des piliers conjonctifs de toutes dimensions. Ce coussinet conjonctif n'est en réalité, qu'une sorte de barrière à claire-voie, à travers laquelle le sang hématosé des branchies peut aisément se rendre dans le sinus collecteur; à ce point de vue, par conséquent, la veine branchiale efférente n'est que très imparfaitement close.

Tandis que les veines branchiales afférentes et efférentes suivent les branchies sur toute leur longueur (fig. 5), le sinus collecteur s'arrête brusquement à la base de la pointe libre formée en avant par ces dernières. Cette disposition est en rapport étroit avec le rôle du sinus qui recevra à la fois, comme on sait, le sang hématosé des branchies et celui du réseau respiratoire; or le sang qui a parcouru ce dernier ne peut venir au sinus que par le manteau, de sorte que le réservoir où il se rend serait sans fonction dans la pointe branchiale.

Le sinus collecteur (fig. 6, s.c.) est logé dans le manteau, à la base du raphé branchial, et s'étend un peu vers le dos de l'animal, du côté de la commissure viscérale (br. comm.). Dans cette région proximale (c'est-à-dire à droite et en bas

sur la fig. 6), qui est la plus rétrécie, le sinus est traversé par des trabécules nombreux, mais très espacés, qui s'étendent d'une paroi à l'autre et qui constituent, s'ils renferment des fibres musculaires, un appareil de propulsion très puissant. Le plafond du sinus (fig. 9) présente une série de très larges orifices qui donnent dans la claire-voie conjonctive du coussinet situé à la base du raphé et, par son intermédiaire, dans la veine efférente branchiale.

C'est par cette voie qu'arrive dans le sinus le sang hématosé de la veine. Le sang qui s'est revivifié en avant, dans la pointe branchiale, doit naturellement refluer en arrière pour atteindre le niveau des premiers orifices des sinus collecteurs; à l'extrémité postérieure de la branchie, sur une longueur de quelques millimètres, les grands orifices du sinus disparaissent complètement et sont remplacés par des fentes irrégulières et très petites qui jouent d'ailleurs le même rôle.

Quant au liquide sanguin qui a traversé le réseau respiratoire, il arrive dans le sinus par des pertuis nombreux et très inégaux qui se trouvent à l'angle palléal de ce dernier, un peu en dehors du raphé branchial. Ces pertuis, qui sont représentés trop réguliers dans la figure 9, w, sont les orifices efférents des lacunes très nombreuses qui remplissent le manteau entre le raphé branchial et le réseau respiratoire.

2º Le réseau respiratoire. — Le réseau respiratoire occupe, comme nous l'avons dit précédemment, la moitié antérieure du plafond palléal; très épais et fortement anfractueux dans toute son étendue principale, il s'amincit brusquement et passe à un simple tissu lacuneux un peu avant d'attendre, de chaque côté, le raphé branchial; sa partie épaisse et anfractueuse rappelle tout à fait un poumon d'Helix. La veine axiale qui la traverse allant de l'anus au fond de l'échancrure palléale, sa partie gauche est forcément plus développée que la droite, d'autant que celle-ci

devient sensiblement plus étroite en avant, tandis que l'autre reste, presque partout, beaucoup plus large. Le réseau respiratoire s'étend jusqu'à l'extrémité postérieure des branchies, mais en s'atténuant peu à peu et en modifiant ses caractères. A gauche du rectum, il reste tout à fait normal, abstraction faite de ses anfractuosités qui sont moins grandes qu'en avant; à droite, au même niveau, il se boursouffe, forme des groupements arrondis de lames serrées, et prend bien davantage l'aspect d'une glande muqueuse; dans cette région, d'ailleurs, comme on l'a vu plus haut, la vascularisation devient beaucoup moins régulière, et des anastomoses importantes (entr'autres l'anastomose rectale) permettent au sang du réseau de s'en aller partiellement dans les veines afférentes des branchies. En avant, le réseau respiratoire ne dépasse pas le niveau du fond de l'échancrure palléale; son bord libre s'infléchit même en arrière pour se rendre plus ou moins directement à la base fixée de la pointe branchiale.

La partie anfractueuse du réseau a un aspect jaunâtre. Sa veine axiale, très apparente, se dirige d'avant en arrière en s'atténuant peu à peu et vient se terminer vers l'anus. Les nombreuses branches obliques qui en partent des deux côtés sont dirigées dans le sens du courant sanguin, c'est à-dire d'avant en arrière; elles forment un angle très aigu avec le vaisseau, puis se divisent en de nombreux ramuscules anastomosés, qui constituent avec elles le réseau. A droite du rectum, l'aspect réticulé disparaît vite pour faire place aux boursouflures muqueuses précédemment signalées. A gauche, il n'en est plus de même : le réseau se maintient fort net, grâce à des branches importantes issues de la veine axiale et aux anastomoses des ramuscules de ces branches.

Les parties plus minces et moins anfractueuses qui rattachent les branchies à la partie principale du réseau sont creusées de lacunes innombrables qui leur donnent, sur une coupe, l'apparence d'une éponge largement perforée. Nous savons que le sang hématosé du réseau traverse cette région et qu'il vient se déverser, par de nombreux orifices inégaux, à l'angle externe du grand sinus collecteur. (Voir plus haut, p. 192).

Considérations générales sur les appareils circulatoire et respiratoire. — Les appareils circulatoire et respiratoire des Pleurotomaires se distinguent essentiellement par un certain nombre de caractères sur lesquels il y a lieu d'attirer l'attention. Ces caractères sont les suivants : 1° les minces parois et le grand développement de l'aorte; 2° la faible dimension des branchies et le développement simultané d'un réseau respiratoire palléal; 3° la complexité des vaisseaux de l'appareil respiratoire; 4° la présence de replis palléaux en arrière des branchies.

1º Faibles parois et grand développement de l'aorte. — Ainsi que nous l'avons dit plus haut, les parois aortiques nous ont paru beaucoup plus faibles que dans la plupart des Gastéropodes et, au moins jusqu'à la région céphalique, très difficiles à isoler. La lumière du vaisseau est, pour ainsi dire, creusée dans le tissu conjonctif abondant qui rattache le tube digestif aux parois du corps. On dirait une lacune bien endiguée dont les parois seraient à peine épaissies. Ce vaisseau présente des parois beaucoup plus fortes chez la plupart des autres Gastéropodes; par la faible épaisseur de ces parois, il rappelle surtout l'aorte des Chitonidés et des Trochidés.

Si l'aorte des Pleurotomaires présente des parois plus minces que celle des autres Diotocardes, elle paraît offrir, par contre, un développement plus considérable. Tandis qu'un grand sinus radulaire s'intercale sur son trajet dans les Haliotides et les Trochidés, on la voit se poursuivre régulièrement jusque dans le pied dans les Pleurotomaires et, chemin faisant, émettre des branches nombreuses dont l'une, assez importante, se rend aux glandes salivaires.

C'est une disposition qui rappelle plutôt les Lottia, telles que les décrit M. B. Haller (894, 21, fig. 11), les Prosobranches monotocardes, et, jusqu'à un certain point, les Fissurelles. Il est probable qu'un des rameaux de cette aorte doit se rendre à la radule et y former l'équivalent du sinus de l'Haliotide et des Trochidés, mais nos observations sur le Pl. Quoyana (898, fig. 8) et celles beaucoup plus complètes que nous avons faites sur le Pl. Beyrichi nous permettent d'affirmer qu'un grand sinus artériel ne vient pas s'intercaler sur l'aorte pour donner ensuite naissance aux artères pédieuses.

Nous croyons d'ailleurs qu'il sera fort utile de reprendre avec le plus grand soin l'étude du système artériel dans les Pleurotomaires et les autres Prosobranches diotocardes, surtout à partir de la région céphalique. M. Wegmann a bien décrit les artères pédieuses de l'Haliotide, mais M. Boutan a passé trop vite sur celle des Fissurellidés et nous n'avons pu étudier comme il convient celles des Pleurotomaires. Il serait intéressant de savoir, par exemple, si les sinus à parois conjonctives qui revêtent étroitement les cordons palléo-pédieux des Pleurotomaires sont des branches artérielles comme dans l'Haliotide et la Fissurelle. Il y a lieu de le croire, mais nous ne voudrions pas l'affirmer; en tous cas nous avons vu fort nettement le prolongement de l'aorte traverser les colliers nerveux (fig. G, p. 150 et 898, fig. 8) et donner ensuite naissance à deux fortes branches qui correspondent presque certainement aux artères pédieuses externes que M. Wegmann a signalées dans l'Haliotide. D'après M. Boutan, ces artères n'existeraient pas dans les Fissurelles.

2º Faible dimension des branchies et développement simultané d'un réseau respiratoire palléal. — L'insuffisance des branchies des Pleurotomaires, comme organe d'hématose, est rendue manifeste par le puissant développement du réseau vasculaire palléal que nous avons décrit plus haut.

Sans doute ce réseau joue, dans une certaine mesure, le rôle d'appareil muqueux, mais c'est surtout en arrière qu'il remplit cette fonction; en avant, il faut bien admettre que son rôle est avant tout respiratoire, sans quoi on se verrait obligé de conclure qu'une moitié du sang retourne au cœur sans s'être artérialisée. Au surplus, la ressemblance complète de cet organe avec le poumon des Pulmonés (aussi bien au point de vue vasculaire qu'au point de vue des fonctions muqueuses) nous oblige à le considérer comme un appareil d'hématose bien caractérisé.

Et dès lors se pose la question suivante : pourquoi les branchies des Pleurotomaires sont-elles insuffisantes, et suppléées dans leur rôle par un organe respiratoire annexe? Rien ne nous permet d'admettre que cette disposition est primitive, car nous ne connaissons aucun Mollusque qui présente quelque chose d'à peu près analogue. Il est plus naturel de penser que l'animal symétrique dont les Pleurotomaires sont issus possédait un appareil branchial suffisant et que cet appareil a dû se réduire après la torsion quand se développait en arrière la chambre palléale. Mais pourquoi cette réduction des branchies ? Si le type ancestral n'en avait eu qu'une paire, celle-ci aurait pu se loger tout entière dans la chambre, mais s'il en possédait plusieurs, elles auraient dû s'y loger côte à côte, parallèlement, conditions des moins favorables aux fonctions respiratoires. La première de ces hypothèses doit être rejetée, car elle suppose qu'il n'y a pas eu de réduction branchiale et par suite qu'un organe respiratoire annexe était inutile; par conséquent, nous nous trouvons conduits à considérer la seconde comme fondée et à croire que le Mollusque ancestral symétrique présentait plusieurs paires de plumets branchiaux. Nous retombons, en d'autres termes, sur une forme chitonienne primitive.

Presque tous les auteurs sont d'accord pour considérer comme voisine des Chitons la forme ancestrale des Gastéropodes, mais au lieu de lui attribuer des branchies nombreuses comme on en observe dans les Chitons, ils la regardent tous comme simplement dibranchiale. Or il nous paraît peu raisonnable d'admettre que l'ancêtre chitonien ait perdu brusquement toutes ses branchies, sauf deux, quand il se transformait en Gastéropode; bien plus on ne comprendrait pas qu'un animal recouvert par une coquille pût respirer convenablement avec la faible chambre palléale et les deux plumets branchiaux, forcément très réduits, qu'on accorde au type ancestral (1). Au surplus, chacun s'accorde à reconnaître que les Céphalopodes dérivent de la même forme primitive et l'on sait que les Nautiles, qui sont les formes archaïques du groupe, ont encore deux paires de branchies.

Il est donc rationnel d'admettre, croyons-nous, que la forme chitonienne ancestrale a conservé (2) plusieurs paires de branchies pendant sa flexion ventrale et pendant la torsion qui a fait suite à cette dernière, — que cette torsion une fois subie, toutes les branchies se sont atrophiées, sauf deux, afin de pouvoir se placer, sans gêne aucune, dans la chambre palléale qui se développait sur le dos — que ces deux branchies se sont allongées dans la suite afin de subvenir aux besoins de la respiration, mais qu'entre les formes où les branchies venaient de se réduire en nombre et celles où la paire branchiale restante avait acquis un développement suffisant (Haliotis, Fissurella), d'autres ont dû s'intercaler où un réseau vasculaire palléal jouait le rôle d'organe respiratoire annexe (Pleurotomaria).

On verra plus loin qu'il n'est guère possible, en dehors de cette hypothèse, d'interpréter le puissant ganglion

<sup>(1)</sup> Surtout si l'on admet, avec beaucoup d'auteurs, que la pointe des branchies des Diotocardes représente seule la branchie primitive.

<sup>(2)</sup> Comme M. Pelseneer (897) et contrairement à M. Plate (901, 578), nous sommes conduits à admettre que les branchies des Diotocardes sont les homologues de celles des Chitons.

nerveux qu'on observe à la base de la pointe branchiale, dans les Pleurotomaires.

3º Complexité des vaisseaux de l'appareil respiratoire. — Le double courant respiratoire que nous avons vu exister dans les Pleurotomaires s'observe facilement dans les autres Diotocardes, mais il y subit des modifications curieuses sur lesquelles il ne sera pas inutile d'insister.

Le courant respiratoire normal qui amène aux branchies le sang des viscères présente une homogénéité remarquable dans le groupe, mais il n'en est pas de même du courant respiratoire palléal. Chez les formes qui ont des branchies très développées, comme l'Haliotide, M. Wegmann (884, 348, fig. 2) a montré que le sang veineux des lobes palléaux se distribue de chaque côté dans un réseau hypobranchial d'où il se déverse directement dans le vaisseau afférent des branchies. C'est à peu près la disposition que présentent les Pleurotomaires, mais les vaisseaux afférents du réseau sont beaucoup moins importants, le réseau lui-même est singulièrement moins développé; en outre, le sang hématosé de ce réseau n'a pas de sinus collecteur propre et vient aboutir directement à la veine branchiale efférente.

On s'éloigne encore plus de la disposition primitive chez les Fissurelles, Diotocardes dont le manteau épaissi et frangé de papilles offre à l'hématose, sur tout son pourtour, une surface considérable. Ici, la localisation respiratoire n'est plus caractérisée; le sang se distribue dans toute la frange palléale, et, comme l'a montré M. Boutan (885, 35), il revient directement au cœur par l'intermédiaire des veines branchiales efférentes.

Chez les Turbonidés et les Trochidés, d'après F. Bernard (890, fig. 81-83), le manteau ne joue plus qu'un rôle secondaire dans l'hématose et la plus grande partie du sang qui suit son bord antérieur se rend dans la veine branchiale afférente. Ce n'est là, d'ailleurs, qu'une dispo-

sition secondaire due à l'atrophie avancée du réseau respiratoire. Ainsi qu'il résulte d'observations que nous avons faites sur divers Trochus, le sinus palléal gauche des Trochidés est au moins aussi volumineux que celui des Pleurotomaires et présente très sensiblement la même origine et la même distribution; mais, quand il arrive dans la partie gauche du manteau, il se résout en branches, qui passent très rapidement dans un sinus palléal et, par l'intermédiaire de ce dernier, dans la veine branchiale afférente en suivant le bord libre de la cloison palléale. Nous avons là, dans ses proportions primitives, le sinus afférent du réseau respiratoire des Pleurotomaires, mais le réseau lui-même est atrophié et le sang qui le traverse, au lieu de se rendre au cœur, se distribue dans la branchie par un sinus afférent. Rien ne montre mieux, ce nous semble, le rôle respiratoire important que joue le réseau palléal des Pleurotomaires.

Notre intention n'est pas de suivre les modifications des courants respiratoires chez les autres Gastéropodes; il reste beaucoup à faire sur ce sujet, et, en ce qui concerne les Prosobranches, nous renvoyons au travail de F. Bernard. Nous croyons utile toutefois de rectifier, comme il convient, la manière de voir trop absolue que nous avons énoncée au sujet des poumons et de la glande à mucus, dans une des notes préliminaires que nous avons publiées sur le Pl. Beyrichi (901). Dans cette note, nous disions que l'atrophie des poumons des Pleurotomaires conduisait à la glande à mucus des Prosobranches et l'atrophie des branchies aux poumons de ces derniers. Or cela n'est pas absolument exact; les auteurs ne nous ont pas suffisamment fixés sur l'origine du sang veineux qui se rend dans la glande à mucus, mais on peut affirmer néanmoins qu'une grande partie de ce liquide ne provient pas du sinus palléal antérieur. On peut en dire autant de l'irrigation des poumons chez les Prosobranches pulmonés. Ainsi que nous

avons pu le voir en étudiant divers Cyclophorus, c'est le sinus rectal (homologue du vaisseau branchial afférent des Pleurotomaires) qui fournit la plus grande partie du sang destiné aux poumons, encore qu'une quantité notable du sang qu'il renferme se rende directement au cœur après avoir traversé le rein. Pourtant, les sinus palléaux antérieurs ne sont pas sans jouer un rôle dans l'irrigation pulmonaire, mais ils sont loin d'avoir, tant s'en faut, le développement puissant que nous leur avons vu dans les Pleurotomaires et dans les Trochidés. Il en est de même, à très peu près, chez les Cyclostomes, mais ici, M. Garnault ne figure même pas de sinus palléal antérieur (887, fig. 4).

4º Présence de replis palléaux en arrière des branchies. — La longueur remarquable de la chambre palléale des Pleurotomaires, on l'a vu plus haut (p. 197), nous paraît être la conséquence de la réduction branchiale qui s'est produite lorsque l'ancêtre chitoniforme est devenu, après torsion, un véritable Gastéropode. Ses branchies s'étant réduites, le Gastéropode nouvellement formé a développé sa surface d'échanges respiratoires en rendant plus profonde sa chambre palléale sur le plafond de laquelle s'est développé le réseau vasculaire dont nous avons parlé.

Ainsi que l'a pensé M. Bütschli (887), les deux branchies des Gastéropodes archaïques ont dû être représentées par des plumets saillants qui ont leur équivalent morphologique dans la pointe libre de la branchie des divers Diotocardes. Mais à mesure que la chambre branchiale devenait plus profonde, le plumet branchial s'est allongé postérieurement avec cette dernière qui, restant libre en avant, devenait plus loin concrescente avec le manteau par l'intermédiaire du raphé branchial. C'est ainsi que progressivement les branchies des Diotocardes ont dû s'accroître dans le sens de la longueur; chez les Pleurotomaires elles s'arrêtent vers le milieu de la chambre palléale; chez les Trochus la branchie gauche persistante s'avance

plus loin vers le fond, sans toutefois l'atteindre; chez les Haliotides et les Fissurelles les deux branchies ont suivi le plafond palléal dans toute son étendue.

A mesure que les branchies s'allongeaient en arrière, un repli palléal se formait à l'extrémité postérieure de leur raphé et, transversalement, rattachait celui-ci aux parois rectales. Dans les Pleurotomaires, ce repli tégumentaire est réduit à de faibles dimensions et donne passage, dans une partie de son étendue, à la veine branchiale afférente. Mais les branchies s'allongeant de plus en plus, la ligne d'attache du repli fut progressivement repoussée en arrière et le repli tout entier devint une cloison qui divisait en deux étages la partie correspondante de l'enfoncement palléal.

Chez les Haliotides et les Parmophores, Diotocardes où les branchies ont atteint le fond de la chambre palléale, la cloison s'est trouvée entraînée fort loin en arrière, mais elle divise nettement en deux étages la partie de la chambre où elle se trouve. D'ailleurs, comme elle a conservé ses connexions avec le rectum et comme ce dernier reste soudé au plafond palléal, l'étage supérieur de la chambre se trouve divisé en deux loges contiguës dont le rectum constitue la cloison mitoyenne. La même disposition a dû primitivement exister dans les Fissurelles, mais il est probable que le rectum a dû se détacher du plafond palléal quand se formait le trou apical, de sorte que l'étage supérieur de ces Gastéropodes est absolument continu, le rectum restant inclus dans la cloison, sans aucun rapport avec le plafond de la chambre respiratoire.

Les mêmes phénomènes se sont produits chez les Diotocardes monobranches (*Trochus*, *Turbo*, etc.); mais la branchie droite s'étant atrophiée, son repli a disparu, et le repli de la branchie gauche s'est seul développé en arrière. C'est lui qui forme la vaste cloison palléale si caractéristique de ces animaux; cette cloison a conservé ses connexions primitives, d'un côté avec la veine afférente branchiale, de l'autre avec le rectum; elle divise la chambre palléale en deux longs étages superposés, dont le supérieur, toujours simple, est limité au-dessus par le plafond palléal.

En résumé, la cloison palléale des Diotocardes n'est rien autre chose que le repli branchial dont les Pleurotomaires nous ont montré l'ébauche; elle est due au développement des branchies, qui, s'allongeant d'avant en arrière, ont entraîné avec elles la base d'attache de ce repli.

Cette explication, qui donne la clef d'une disposition morphologique des plus curieuses, se trouve singulièrement justifiée par l'étude comparative des connexions que présentent les veines afférentes branchiales. Chez les Pleurotomaires, nous avons vu ces veines suivre le repli, qu'elles occupent presque totalement à elles seules. Chez les autres Diotocardes, qu'ils soient dibranchiaux ou monobranches, la même disposition se retrouve toujours, les veines afférentes occupant la cloison et se dirigeant transversalement vers le vaisseau qui occupe le bord libre de la branchie. Le sinus branchial des formes munies de deux branchies (Haliotides, Fissurelles, etc.) se trouve naturellement compris dans cette cloison, et il en serait de même du sinus branchial des Pleurotomaires si, chez ces animaux, le repli branchial, transformé en cloison, se continuait jusqu'au fond de la chambre palléale.

La cloison dont nous venons de faire l'étude ne dépassant pas le bord postérieur de la branchie, on doit s'attendre à la voir se terminer, chez les *Trochus*, un peu avant le fond de la chambre palléale. C'est ce que l'on observe en effet, de sorte que, à ce point de vue, les Trochidés rappellent, jusqu'à un certain point, les Pleurotomaires. Ils les rappellent aussi par la nature de leur vaisseau branchial efférent qui reste indépendant de la branchie dans toute l'étendue qui sépare cette dernière du cœur, ce qui est encore la conséquence d'un incomplet dévelop-

pement de l'appareil branchial. Mais les Trochidés sont dépourvus de sinus collecteur efférent parce qu'ils n'ont , pas de réseau respiratoire, et ce caractère suffirait à lui seul pour les distinguer des Pleurotomaires.

Examen du travail de M. F. Woodward. — L'étude faite par M. F. Wodward n'a fourni que des notions incomplètes sur les appareils circulatoire et respiratoire du Pleurotomaire et n'a mis en évidence aucun des caractères fondamentaux que présentent ces appareils. Ces lacunes ont été comblées dans notre travail, mais il en est deux qui subsistent parce que notre animal, trop détérioré en arrière, ne nous permettait pas de les faire disparaître; elles ont trait à l'existence possible d'une aorte antérieure et à l'irrigation veineuse des reins. Ces deux questions importantes sont encore à résoudre; quant aux autres, nous allons les examiner rapidement.

1º Système artériel. — Cette partie du travail de M. F. Woodward est la mieux traitée, mais il s'en faut, néanmoins, qu'elle le soit complètement : on n'y trouve rien de précis sur les rapports du ventricule et du rectum, ni sur les rapports anatomiques et la forme des oreillettes; la valvule si curieuse qui se trouve à l'origine de l'aorte n'est pas mentionnée.

La description de l'aorte est très concise : « Une aorte commune, dit l'auteur, se détache de la partie postérieure du ventricule et bientôt se divise en une artère antérieure et une postérieure; la première se distribue dans la partie antérieure et ventrale du corps, tandis que la postérieure dessert l'estomac, le foie et les glandes génitales. » Il est vrai que les figures 6, 7 et 28 données par M. F. Woodward viennent compléter la description, mais on reste néanmoins sans renseignements sur les rapports de l'artère avec le bulbe et sur l'irrigation artérielle du pied. Nous avons heureusement été plus complets, mais il est à regretter que M. F. Woodward n'ait pas comparé son

animal avec les autres Diotocardes, ce qui aurait certainement attiré son attention sur l'existence probable d'un sinus radulaire, analogue à celui des Fissurelles.

2º Système veineux. — M. F. Woodward a exactement décrit le système afférent des branchies, mais pour le reste, son étude du système veineux laisse beaucoup à désirer.

« Le système veineux, se borne t-il à dire, prend la forme d'une série de canaux plus ou moins bien accentués, qui sont particulièrement visibles dans la région du rein droit. Le sang du pied et des parties antérieures du corps se réunit apparemment dans une série de canaux, qui sont en connexion étroite avec l'épithélium excréteur du lobe antérieur du rein, tandis que celui du foie et de l'estomac passe à travers le lobe postérieur. Ces diverses veines rénales s'ouvrent ensuite dans un vaste sinus situé sous l'uretère, le conduit génital, le péricarde et le rectum, puis donne naissance aux vaisseaux branchiaux afférents. »

Cette description du sinus veineux basilaire et des veines branchiales afférentes n'est malheureusement pas plus précise que celle que nous avons donnée. Bien plus, elle est en partie fort inexacte, car le sang du pied et de la cavité antérieure du corps ne revient pas tout entier au rein. M. F. Woodward, en effet, n'a pas signalé les deux énormes sinus palléaux ou veines palléales qui s'ouvrent dans la cavité antérieure du corps et qui détournent dans le manteau la plus grande partie du sang de cette cavité.

3º Vascularisation du plafond palléal. — N'ayant pas aperçu ces deux sinus, M. F. Woodward a nécessairement laissé de côté l'irrigation veineuse du manteau, si curieuse à tous égards, et il décrit comme une simple glande muqueuse, la région antérieure, gaufrée et sillonnée, qui recouvre, dans la moitié antérieure du plafond palléal, le riche réseau d'anastomose issu du vaisseau axial produit

par la réunion des deux sinus. Que cette région vasculaire remplisse des fonctions muqueuses, nous n'essayons nullement de le nier, mais ce n'est point là, certainement, son rôle essentiel. Dans quels Gastéropodes pourrait-on citer une glande muqueuse ainsi faite, avec d'énormes troncs afférents, un réseau vasculaire si bien délimité et un sinus collecteur spécial conduisant le sang directement au cœur? On n'a qu'à jeter un coup d'œil sur la Pl. XV du mémoire de F. Bernard pour se convaincre que le sang veineux des glandes muqueuses n'a pas de troncs afférents ainsi délimités.

Une pareille disposition n'a d'analogie que dans les Gastéropodes pulmonés, quel que soit le groupe auquel ils appartiennent; par l'aspect morphologique du réseau, elle rappelle surtout les \*\*Itelix;\* par l'importance des troncs palléaux afférents, les Ampullaires; par les rapports anatomiques des troncs palléaux et du sinus rectal, les Cyclophores. L'organe présente, en d'autres termes, toutes les dispositions anatomiques propres à faciliter l'hématose, et, si on lui refuse des fonctions respiratoires, nous ne voyons pas pourquoi on accorderait ces dernières aux branchies ou aux poumons.

La vraie région muqueuse des Pleurotomaires se trouve en arrière de l'organe précédent et s'avance jusqu'au rein gauche; elle rappelle tout à fait, par son irrigation, la glande muqueuse des autres Gastéropodes et se trouve en relation étroite, d'une part avec le sinus rectal, de l'autre avec les veines branchiales afférentes; M. F. Woodward a cru apercevoir dans cette région deux glandes distinctes: l'une, petite, en contact avec la branchie droite; l'autre, bien plus étendue, en arrière de la branchie gauche. C'est là, très certainement, une disposition anormale, probablement due au gonflement muqueux des parties correspondantes du plafond palléal. Dans notre exemplaire, il y avait continuité absolue de tissus comme de vaisseaux; entre

l'organe vasculaire respiratoire et les deux glandes mentionnées par M. F. Woodward, les injections se continuaient à travers le manteau tout entier, et l'on passait par tous les degrés d'un organe à l'autre. En fait, comme nous l'avons dit précédemment, le plafond palléal forme un ensemble parfaitement continu, mais en avant, il est essentiellement respiratoire, tandis qu'en arrière il est surtout muqueux.

4º Les branchies. — M. F. Woodward décrit assez bien, quoique trop brièvement, le vaisseau afférent des branchies, mais son étude du vaisseau efférent prête à la critique. Il a confondu, en effet, le grand sinus collecteur avec le vaisseau efférent branchial, et ne mentionne même pas l'épaisse cloison lacuneuse qui les sépare; pour lui ces deux voies vasculaires ne forment qu'un seul tout, sans traces de trabécules ni de cloison. Par conséquent, le regretté zoologiste ne pouvait mettre en évidence les relations lacunaires du sinus collecteur avec le réseau respiratoire du plafond palléal, et c'est pourquoi, sans doute, son attention n'a pas été appelée sur les origines et le rôle vasculaires de ce réseau. De cette lacune résultent un certain nombre d'observation inexactes : il n'est pas vrai de dire que l'appareil efférent tout entier, tel que le décrit M. F. Woodward (veine branchiale efférente et sinus collecteur) se prolonge jusqu'à la pointe libre de la branchie, car la veine branchiale s'y rend seule, sans le sinus collecteur; il n'est pas exact non plus d'affirmer que la veine branchiale efférente se rend directement au cœur car la veine proprement dite ne dépasse pas la branchie et c'est le sinus collecteur qui se continue seul en arrière de celle-ci.

5º Les cloisons branchio-palléales. — Nous terminons cette discussion en abordant les rapports des branchies avec le plafond palléal. M. F. Woodward ne mentionne nulle part les replis palléaux qui rattachent au rectum l'extrémité postérieure des branchies et il ne les représente

pas davantage dans ses figures bien qu'il ait exactement suivi, en avant, la veine afférente qu'ils renferment. Nous nous contentons de signaler cette lacune, les détails que nous avons donnés plus haut sur la transformation des replis en cloison étant largement suffisants.

## Appareil excréteur

Nous avons reconnu la présence de deux reins (pl. V, fig. 18, R. d., R. q.) mais il nous a été impossible d'en faire une étude complète, à cause du mauvais état de la région postérieure de notre spécimen. Le rein gauche (fig. 1 et 18, R.q.) situé sur le plafond de la cavité palléale, dans sa partie la plus postérieure, à gauche et à quelque distance du rectum, est relativement peu volumineux et sa forme générale est ovoïde; il s'ouvre dans la cavité palléale par une courte fente oblique en forme de boutonnière (g g). Il touche en arrière au péricarde, est longé à droite par la veine branchiale afférente de la branchie gauche, et à gauche par la grande veine collectrice gauche. Pour comprendre la disposition de ce rein ainsi que du rein droit, d'après la figure 18, il faut noter que le manteau a été rabattu sur la droite autour de la grande veine collectrice droite comme charnière, et supposer par conséquent la rotation inverse pour rétablir les rapports naturels.

Le rein droit (fig. 4 et 18, R, d.) est beaucoup plus étendu. Une faible partie seulement de ce rein est située sur le plafond de la cavité palléale, à droite du rectum qu'elle recouvre partiellement. Cette partie du rein est beaucoup moins large que le rein gauche et s'étend à peu près à la même distance que lui ; c'est à son extrémité antérieure

que nous avons cherché son orifice, mais nous n'avons pu l'y trouver à cause des déchirures qui existaient en ce point. Toutefois, c'est bien réellement là que se trouve cet orifice  $(\rho d)$ , ainsi que nous le verrons plus loin en examinant le travail de M. F. Woodward.

La partie la plus étendue du rein droit est située audessous du plancher de la cavité palléale et en arrière de celle-ci : un lobe très étiré s'étend à droite de l'anse intestinale et de l'œsophage ; nous avons constaté que vers son extrémité antérieure, ce lobe apparaît dans une coupe transversale (fig. N, page 163) comme constitué par deux cavités distinctes séparées par une cloison oblique, transparente et très mince; la cavité supérieure, traversée par des trabécules du tissu rénal, est très anfractueuse ; la cavité inférieure l'est très peu ; quelques orifices intertrabéculaires viennent s'y ouvrir.

Cette partie très allongée du rein droit s'étend en avant presque aussi loin que l'anse intestinale: postérieurement elle atteint la région du cœur, et se continue en arrière par une partie beaucoup plus large dont la limite postérieure n'a pas pu être reconnue par nous.

M. F. Woodward (901, p. 289) a décrit les reins plus complètement que nous n'avons pu le faire; nous reproduisons ci-contre (fig. S) la figure 26 de cet auteur. Le rein gauche (R. g.), ou sac papillaire, s'ouvre en dehors ainsi que nous l'avons décrit, c'est un sac ovoïde présentant une large cavité centrale, dont les parois internes portent de nombreuses papilles. Comme chez les Trochus et les Haliotis, ce rein est le seul qui communique avec le péricarde par l'intermédiaire d'un long canal réno-péricardique qui s'appuie sur le plancher du rein et vient s'ouvrir dans sa cavité par une fente ciliée (o. r. p. g.). M. F. Woodward fait remarquer que chez les Trochus le canal réno-péricardique est moitié plus court et que c'est

l'orifice péricardique du canal qui est cilié, et non son orifice rénal.

Le rein droit, suivant M. F. Woodward, s'ouvre dans la cavité palléale ( $\rho$  d) à l'extrémité de la partie tubulaire de ce rein dont nous avons indiqué plus haut la position à gauche du rectum, sur le plafond de la cavité palléale.

Cette partie sert en même temps à l'expulsion des produits génitaux, comme nous le verrons plus loin. En arrière se trouve une partie que l'auteur appelle l'uretère (ur.) et qui se continue sans séparation avec la chambre rénale. Celle-ci s'étend en arrière du péricarde et ses parois sont très anfractueuses; au niveau du péricarde, communique avec la cavité de la partie étirée du rein droit qui s'étend assez loin en avant et que nous avons décrite plus haut.

Chez la femelle, la partie terminale du rein, par où sortent les produits urinaires et les œufs, est très modifiée par l'épaississement de ses parois qui deviennent fortement glandulaires; l'auteur

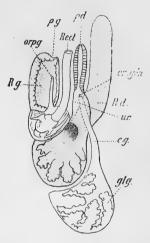


Fig. S. — Reins et appareil génital de Pleurotomaria Beyrichi, d'après M. F. Woodward. — Rd, rein droit; pd, orifice du rein droit; ur, uretère (droit); Rg, rein gauche; pg, orifice du rein gauche; orpg, orifice réno-péricardique (gauche); glg, glande génitale; cg, conduit génital; or gén, orifice génital.

appelle oviducte cette partie du rein chez la femelle. M. F. Woodward voit dans cette disposition un état de spécialisation (au point de vue de l'appareil génital), un peu plus avancé que chez la plupart des Diotocardes, dont les produits génitaux sont évacués par le rein non modifié.

## Appareil reproducteur

N'ayant pas pu étudier cet appareil, nous résumons ici la description de M. F. Woodward (901, p. 230), qui ne peut pas être séparée de la description de l'appareil rénal. L'auteur a observé un mâle et deux femelles. La glande génitale (fig. 9, gl. g.), pareille chez les deux sexes, est étalée comme à l'ordinaire à la surface dorsale du foie, vers la pointe de la spire. Bien que des déchirures de cette région aient gêné les observations de l'auteur, il pense que les produits génitaux tombent dans la cavité du cœlome et s'engagent ensuite dans le conduit génital (c. g.). Celui-ci existe dans les deux sexes; il court du côté interne de la spire et s'ouvre par une fente dans la partie terminale de l'uretère (or. gén.). La disposition est donc tout à fait comparable à celle des Trochus.

Chez la femelle la partie terminale est modifiée ainsi qu'il a été expliqué quelques lignes plus baut.

Ces observations de M. F. Woodward et les nôtres propres n'apportent pas de nouvel élément pour la discussion des rapports morphologiques du rein et de l'appareil génital ni pour l'étude de la phylogénie de ces organes. Si elles sont confirmées par la suite, elles sembleraient même établir que les Pleurotomaires ont l'appareil rénal et l'appareil génital plus spécialisés que certains Trochidés chez lesquels il existe deux canaux réno-péricardiques, un pour chaque rein (Pelseneer, 899, p. 52); mais cette conclusion ne peut avoir qu'un caractère provisoire; les homologies du rein des Gastéropodes sont parmi les questions les plus difficiles à traiter et ont donné lieu à bien des opinions contradictoires de la part des auteurs; ce n'est donc qu'après vérification des faits anatomiques qu'il sera possible de discuter, avec quelque chance de succès, la morphologie du rein et de l'appareil génital des Pleurotomaires.

## Système nerveux

Les seules connaissances relatives au système nerveux des Pleurotomaires sont contenues dans le mémoire que nous avons consacré, il y a trois ans (898, 145-151, Pl. X et XI), à l'étude du Pl. Quoyana. Cette étude étant restée fort insuffisante, en raison du mauvais état de notre animal, nous croyons utile de la reprendre ici tout entière, en utilisant les observations, beaucoup plus complètes, que nous avons pu faire sur le Pl. Beyrichi.

Disposition du système nerveux. — Le système nerveux du Pl. Beyrichi ressemble surtout à celui des autres Diotocardes dibranchiaux.

Ses ganglions cérébroïdes (fig. T, g. c.) sont larges, aplatis, situés en avant sur les côtés de la masse buccale et réunis par une assez longue commissure (c. cer.), qui passe au dessus de cette masse, en arrière des lèvres. Ses cordons palléo-pédieux, à leur origine sur le plancher de la cavité antérieure du corps, au-dessous de la masse buccale, sont réunis par une commissure principale (c. p.) très distincte, puis se prolongent en arrière au sein des muscles du pied, où ils sont peu éloignés l'un de l'autre, sensiblement parallèles et reliés entre eux par des commissures plus petites disposées en échelle.

A leur origine sur le plancher de la cavité antérieure du corps, ils se prolongent vers le haut en une corne ganglionnaire palléo-pédieuse à laquelle viennent se rattacher le connectif cérébro-pédieux (c. c. pe) et le connectif cérébro-palléal (c. c. pa) correspondants. Ces deux connectifs sont très allongés et suivent les parois de la cavité antérieure du corps, sur les côtés de la masse buccale. Le connectif cérébro-palléal est situé en arrière du connectif cérébro-pédieux; il s'écarte progressivement de ce dernier jusqu'au point où il donne naissance à la commissure viscérale. A

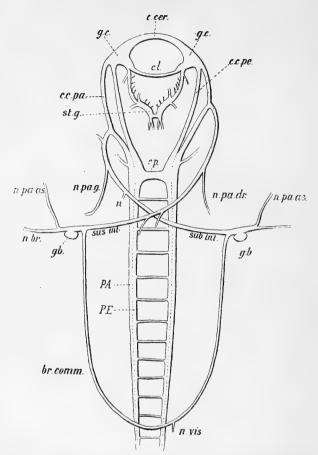


Fig. T. — Représentation demi-schématique du système nerveux de Pleurotomaria Beyrichi. — gc, ganglions cérébroïdes; c ccr, commissure cérébroïde; cl, commissure labiale; st g, stomato-gastrique; c c pa. connectifs cérébro-pédieux; PA, partie supérieure palléale des cordons palléo-pédieux; PE, partie inférieure pédieuse des cordons palléo-pédieux; cp, commissure principale de ces cordons; sus int, branche sus-intestinale de la commissure viscérale; sub int, branche sous-intestinale de la même; br comm, branche commissurale de la même; n visc, nerf viscéral; gb, ganglions branchiaux; n br, nerfs branchiaux; n pa as, nerfs palléaux asymétriques (droit et gauche); n pa dr, nerf palléal symétrique droit; n pa g, nerf palléal symétrique droit; n pa g, nerf palléal symétrique droit et gauche; n, branche nerveuse innervant très probablement le muscle columellaire.

droite, ce point est situé plus près des ganglions cérébroïdes que des cordons palléo-pédieux, à gauche on observe une disposition contraire. Il en est de même, d'ailleurs, dans le *Pl. Quoyana*.

A partir de son point d'origine sur le connectif cérébropalléal droit, la branche sus-intestinale (sus int.) de la commissure viscérale remonte sur les côtés de la masse buccale en dedans de l'aorte, arrive en dessus, traverse de droite à gauche et d'avant en arrière la masse des glandes salivaires (pl. V, fig. 18, sus. int.) atteint de la sorte la paroi gauche du corps et y pénètre au voisinage du bord antérieur libre du raphé branchial, puis s'infléchit brusquement en arrière après avoir émis un gros tronc nerveux qui porte à sa base un énorme ganglion branchial (fig. 18 g.b.). La branche commissurale se dirige ensuite en arrière suivant la ligne d'attache du manteau et des parois du corps (fig. 18, br. comm.); elle côtoie en dedans le sinus collecteur, atteint la face externe de l'aorte, passe entre cette dernière et la veine collectrice gauche, se continue en arrière du point où ce vaisseau gagne le bord postérieur du rein gauche, puis, vers le fond de la chambre palléale, pénètre de gauche à droite dans les tissus du rein droit et, au dessus de l'œsophage et de l'anse intestinale, se met en relation avec la branche commissurale du côté opposé.

Cette dernière prend son origine sur le connectif cérébro palléal gauche, à quelques millimètres de la corne palléo-pédieuse correspondante, et, de ce fait, se trouve située, à son point de départ, sur le plancher de la cavité antérieure du corps. Elle suit ce plancher de gauche à droite et d'avant en arrière, arrive vers le bord antérieur du raphé branchial droit, s'y comporte exactement comme la branche sus-intestinale, puis se dirige brusquement en arrière en suivant la ligne d'attache du manteau et côtoyant le bord interne du sinus collecteur et de la veine

qui fait suite à ce dernier. Au fond de la chambre palléale, elle se dirige à gauche, au-dessus du tube digestif, et se réunit à la branche, du côté opposé. A dire vrai, nous n'avons pas observé la réunion de ces deux branches, nous les avons vues se terminer par des bouts libres presque en contact, au milieu des tissus du rein droit; cette partie du corps ayant été lésée dans notre animal, nous attribuons à une déchirure la solution de continuité qui séparait les deux bouts, mais, comme la commissure ne se dilate pas en ces points, nous ne pensons pas qu'il existe de ganglion viscéral différencié (4).

Les centres du stomato-gastrique sont situés, comme de coutume, à l'angle supérieur que forme le bulbe radulaire avec la masse buccale; ils ont la forme d'un  $V(\text{fig. T}, s.\ t.\ g.)$ , dont les deux branches divergentes seraient réunies par une courte partie intermédiaire transversale. En avant, ils se rattachent à la corne inféro antérieure des ganglions cérébroïdes par un gros tronc nerveux qui suit les côtés de la masse buccale. Au-dessous du point où elle émet ce tronc nerveux, la corne cérébroïde se continue vers le bas pour former au-dessous de la masse buccale la grosse commissure labiale  $(c.\ l.)$ .

Un des caractères les plus frappants du système nerveux des Pleurotomaires est la diffusion extrême des cellules nerveuses; il s'en trouve en abondance, on peut le dire sans restriction, sur toutes les parties que nous venons de décrire, c'est-à-dire sur toute l'étendue des commissures et des connectifs; mais elles ne se rencontrent déjà plus sur les nerfs, ainsi que nous avons pu nous en convaincre par l'étude de quelques gros troncs nerveux. Pourtant, la concentration des cellules commence manifestement à se faire sentir dans les Pleurotomaires, surtout dans les centres cérébroïdes qui sont très évidents, dans le stomato-gas-

<sup>(1)</sup> M. F. Woodward n'a pas trouvé non plus de ganglion viscéral.

trique qui tend manifestement à se concentrer en arrière et, à un moindre degré, dans les cordons palléo pédieux. Mais il n'y a pas trace de ganglions sur la commissure viscérale et les centres palléaux ne présentent encore aucune trace de localisation. Les seuls ganglions bien isolés sont les ganglions branchiaux et ce caractère mériterait, à lui seul, d'attirer l'attention sur ces centres nerveux dont le volume est véritablement démesuré.

Ganglions cérébroïdes. — Les centres cérébroïdes (fig. U et G, et pl. V, fig. 17 et 18, g.c.) ont la forme de longstriangles aplatis qui, à leur sommet, se continuent par des transitions ménagées avec leur commissure, de sorte que cette dernière paraît relativement courte. Ils sont donc très peu concentrés et, à ce point de vue, rappellent davantage les ganglions cérébroïdes des Chitons et des Haliofides que ceux des Fissurelles et des Turbos. Sur leur bord inférieur, ils se continuent en arrière avec les connectifs du collier et, en avant, se prolongent dans une forte saillie labiale. De toutes manières, ils ressemblent étrangement à ceux du Pl. Quoyana.

Les nerfs labiaux (fig. U, n. lab.) sont presque identiques à ceux de cette dernière espèce; ils naissent sur le bord antérieur des ganglions ou de leur commissure, et se rendent en avant dans les lèvres où il se divisent en de nombreuses branches. Ces nerfs sont, de chaque côté, au nombre de cinq; l'un d'eux se détache de la commissure à quelque distance de son milieu, les trois suivants partent des ganglions et le cinquième de l'extrémité distale de la saillie labiale. Du côté gauche, ce dernier a deux origines distinctes; du côté droit, il ne forme qu'un tronc qui se bifurque aussitôt. Il en est à très peu près de même dans le Pl. Quoyana; dans la Fissurelle et dans l'Haliotide, au contraire, beaucoup de nerfs labiaux se détachent de la commissure, tandis que chez le Turbo tous ont leur point de départ dans les ganglions.

Les nerfs issus de la face externe des ganglions sont le gros nerf tentaculaire  $(n.\ tent.)$ , le nerf optique  $(n.\ opt.)$  qui se détache à la base de ce dernier et un nerf nuqual  $(n.\ n.)$  très voisin des précédents. A l'origine de la com-

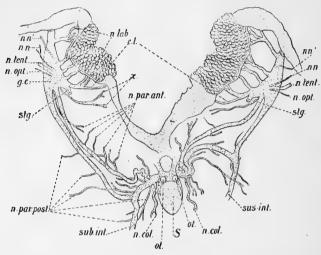


Fig. U. — Partie antérieure du système nerveux de *Pleurotomaria Beyrichi*. — gc, ganglions cérébroïdes; stg, origine du stomatogastrique; cl, commissure labiale; n lab, nerfs labiaux; n tent, nerf tentaculaire; n opt, nerf optique; nn et nn', nerfs nuqueux; x, nerfs se rendant aux téguments, entre les lèvres et le pied; n par ant, nerfs pariétaux antérieurs; n par post, nerfs pariétaux postérieurs; sus int, branche sus-intestinale de la commissure viscérale; sub int, branche sous-intestinale de la même; n col, nerfs columellaires; ot, otocystes (la commissure principale des cordons palléo-pédieux est représentée transversalement sous les otocystes; on voit partir en avant les grands nerfs pédieux antérieurs et en arrière les cordons palléopédieux); S, grand sinus sanguin creusé dans la masse du pied.

missure on voit naître également, sur la face externe des ganglions, un nerf nuqual assez volumineux (n. n') que nous n'avons pas observé dans le Pl. Quoyana.

Après avoir émis le cinquième nerf labial, la saillie inférieure des ganglions cérébroïdes se continue par la

commissure labiale (c. l.), qui réunit les deux centres en dessous de la masse buccale, juste en arrière des lèvres. Cette commissure est aussi volumineuse que celle des Chitôns, mais ne paraît pas donner naı́ssance à des filaments nerveux importants. Elle est bien plus développée que celle des Haliotides et des Fissurelles, un peu plus que celle des Turbo.

La commissure cérébroïde est entourée par une gaîne conjonctive qui en masque la forme; mais lorsqu'on enlève cette gaîne, on constate l'existence de deux sillons opposés qui la divisent incomplètement; la figure 16 de la pl. V (représentant la partie de cette commissure située immédiatement à droite de la ligne médiane, avec la naissance du premier nerf labial) montre cette structure qui rappelle d'une manière frappante celle qu'on connaît dans la commissure cérébroïde des Chitonidés; nous renvoyons le lecteur, pour ce dernier point, à notre travail sur le *Pleurotomaria Quoyana* (898, 163) (1).

Stomato-gastrique. — La masse buccale et les glandes salivaires de notre animal étant parfaitement conservées, nous avons pu étudier le système stomato-gastrique beaucoup plus complètement que celui du *Pl. Quoyana*.

Les connectifs de ce système ont leur origine sur le bord postérieur de la saillie labiale, à une faible distance de sa base (fig. U, et fig. G, p. 150, Stg); ils sont très volu mineux et presque aussi gros que le reste de la saillie. Dirigés d'avant en arrière sur les flancs de la masse buccale, un peu au-dessous des conduits salivaires, ils s'engagent d'abord légèrement sous les muscles de cette masse, puis rapidement deviennent presque superficiels et, au point où le bulbe radulaire se rattache au plancher buccal se dilatent sensiblement pour former les centres ganglionnaires du stomato-gastrique. Comme nous l'avons

<sup>(1)</sup> Journal de Conchyliologie, 1899, p. 132.

dit plus haut, ces derniers (fig. V) ont la forme d'un V largement ouvert et muni à son sommet d'une branche de raccord transversale. Cette branche est un peu plus étroite que les deux branches du V qui se détachent très nettement d'arrière en avant. Le V ganglionnaire est appliqué



Fig. V. — Centres ganglionnaires du stomato-gastrique. Grossi 3 fois.

sur la face supérieure du bulbe radulaire, juste au-dessous du plancher buccal (fig. W).

Des nerfs nombreux et importants se détachent des connectifs du système. Nous allons les passer en revue successivement, dans l'ordre où ils partent des connectifs, depuis l'origine de ces der-

niers sur la saillie labiale.

Le premier (fig. G, page 150, n<sub>i</sub>) se détache du bord inférieur des connectifs, à une faible distance de la saillie; il est volumineux et innerve la partie antérieure et les flancs du bulbe radulaire. Parmi les nombreuses branches qu'il émet, nous devons en signaler une, assez forte, qui se dirige en avant vers la ligne médiane où elle pourrait bien rencontrer la branche correspondante du côté opposé. Si cette anastomose se produit réellement, on devra peutêtre l'homologuer avec la commissure sub-radulaire que M. B. Haller (882, 6, fig. 1) a décrite et figurée dans le Chiton siculus et sûrement, avec la commissure buccale antérieure que Brandt, M. Ihering et M. Burne (896, 11, fig. 11) ont signalée à la même place dans diverses espèces de Chitonidés. En tous cas, cette branche envoie des rameaux dans la partie la plus antérieure du plancher de la masse buccale, au-dessous des mâchoires.

Les quatre nerfs suivants ont leur origine sur le bord supérieur des connectifs. Les trois premiers  $(n_2, n_3, n_4)$  sont

assez réduits et se rendent sur les parois latéro-antérieures de la masse buccale. Le quatrième  $(n_s)$  est plus volumineux;

il se dirige en avant, côtoie le bord inférieur de la poche buccale, puis en avant de celle-ci, émet des rameaux dans le plafond de la chambre, au-dessus des mâchoires.

Viennent ensuite les nerfs issus direc. tement des centres stomato - gastriques. Le plus important  $(n_s)$  se détache au dessus de l'extrémité antérieure dilatée de ces centres. Ce nerf se recourbe immédiatement en arrière et se dirige sur l'œsophage, un peu audessous des conduits salivaires. Chemin faisant il émet une branche antérieure (a) qui se rend au plafond buccal, un rameau salivaire antérieur et une grande branche salivaire à

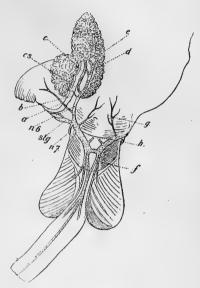


Fig. W, grossie 2 fois. - Nerfs issus de la partie ganglionnaire du stomato-gastrique (le bulbe radulaire est vu par sa face postérieure : l'œsophage, relevé, se présente par sa face inférieure; la glande salivaire droite n'a pas été représentée). - stg, connectif du stomato-gastrique (rattachant la partie ganglionnaire aux ganglions cérébroïdes);  $n_s$ , nerf se détachant de la partie antérieure de la région ganglionnaire et fournissant diverses branches  $a, b, c, d, e; n_7, \text{nerf se}$ rendant aux flancs du bulbe radulaire: f, g, h, autres nerfs issus de la partie ganglionnaire; cs, conduit salivaire gauche. - Voir la figure G (page 450) où les mêmes lettres désignent les mêmes nerfs.

direction récurrente (b); puis, caché sous les glandes salivaires, il se continue très volumineux sur les parois œso-

phagiennes dans lesquelles nous lui avons vu émettre plusieurs rameaux importants  $(c,\,d,\,e.)$ .

Au même niveau que le nerf précédent, mais sur le bord opposé de la dilatation ganglionnaire, on voit naître un autre nerf assez important  $(n^{\tau})$  qui se ramifie sur les flancs du bulbe radulaire et dont la branche principale s'étend jusqu'au cartilage postérieur. Ce tronc nerveux est évidemment accompagné de nombreuses fibrilles conjonctives; nous en dirons autant des deux nerfs bifurqués qui naissent en arrière du sommet du V, à chaque extrémité de sa branche transversale (fig. W, f.). Deux autres nerfs (h) se détachent en avant de chacune des deux branches du V; vers l'extrémité renflée des ganglions, un nerf (g) prend son origine sur les centres et va se ramifier sur le plancher buccal, entre les glandes salivaires.

Centres palléo-pédieux. — Les centres palléo-pédieux du Pl. Beyrichi rappellent par tous leurs traits essentiels ceux du Pl. Quoyana et, à ce point de vue, sont à un degré d'évolution beaucoup moins avancé que ceux des autres Diotocardes. Il suffit de les examiner, même superficiellement, pour y reconnaître une des caractéristiques essentielles du genre Pleurotomaire.

Le connectif cérébro-pédieux est un peu plus étroit que le connectif cérébro-palléal correspondant; il se rend directement au cordon palléo-pédieux, tandis que le connectif cérébro-palléal diverge en arrière pour donner naissance à la branche commissurale du même côté. Du côté droit, cette divergence est fort grande (fig.X), parce que la branche naît assez près des centres cérébroïdes; du côté gauche, elle est beaucoup moins prononcée, le point de départ de la commissure sous-intestinale se trouvant à une faible distance des centres palléo-pédieux. En tous cas, les deux connectifs de chaque côté s'écartent pour former un triangle qui a pour sommet l'origine commissurale. Audessous de cette origine, le connectif cérébro-palléal devient

très notablement plus volumineux, à cause des fibres commissurales qu'il renferme.

Comme dans le *Pl. Quoyana*, les deux connectifs aboutissent vers la base à une *corne ganglionnaire* (fig. X) qui prolonge vers le haut les cordons palléo-pédieux. Ces

derniers (pa. pe) sont réunis en avant par une grosse commissure, très distincte, qui apparaît sur le plancher de la cavité antérieure du corps, au-dessous de l'aorte, sous un coussinet conjonctif dans lequel sont logées les otocystes. A partir de ce point, ils forment un angle obtus avec les cornes ganglionnaires, et se prolongent dans l'intérieur du pied, qu'ils parcourent d'avant en arrière. dans presque toute sa longueur. Ils sont peu écartés, sensiblement parallèles et situés à droite et à gauche du volumineux sinus (fig. U, S) qui, sous la forme d'une fente verticale, continue dans la masse du .

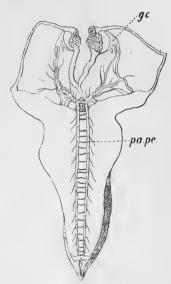


Fig. X, — Cette figure montre l'aspect général et les rapports des cordons palléo-pédieux pa pe, avec leurs commissures. On voit en avant les cornes ganglionnaires et les connectifs qui les relient aux ganglions cérébroïdes gc.

pied la cavité antérieure du corps. Les nombreuses commissures affleurent, au moins en avant, sur le plancher de ce sinus. Une gaîne conjonctive très résistante enveloppe étroitement chaque cordon et se continue sur les cornes; bien qu'elle ne soit pas sensiblement adhérente, il est difficile de l'enlever sans dommage, opération qui est pourtant nécessaire si l'on veut se rendre un compte exact de la

structure des centres et des nerfs qu'ils émettent. Cette gaîne se continue sur les connectifs et, probablement aussi sur les commissures.

A leur origine sur le plancher de la cavité antérieure du corps, les cordons palléo-pédieux sont assez éloignés de la sole pédieuse, mais ils s'en rapprochent peu à peu et finissent par en être fort voisins. Néanmoins, il est plus sage et plus facile de les étudier en disséquant le pied par sa face supérieure.

Les cordons se présentent, surtout dans leur partie antérieure, sous la forme de rubans verticaux très comprimés latéralement; il en est de même des cornes ganglionnaires qui n'en sont, d'ailleurs, que la continuation. Cornes et cordons sont parcourus en dehors par un sillon longitudinal continu qui les divise en deux moitiés : l'une supérieure ou palléale, l'autre inférieure ou pédieuse. La partie supérieure se continue rigoureusement dans les connectifs cérébro-palléaux, et la partie inférieure dans les connectifs cérébro-pédieux. Les ganglions palléaux et les ganglions pédieux ne sont nullement différenciés par séparation et concentration chez les Pleurotomaires, mais, ainsi que nous l'avons établi en étudiant le Pl. Quoyana, on doit tenir pour l'équivalent des ganglions palléaux leur partie supérieure (partie palléale) (fig. T. Y et Z, P A) et pour l'équivalent des ganglions pédieux leur partie inférieure (partie pédieuse) (P E). Au reste, ces deux parties se distinguent par leur couleur, l'inférieure étant d'un jaune clair comme les centres cérébroïdiens et la supérieure plutôt blanchâtre. Cette différence de coloration permet de reconnaître assez loin les deux parties, même lorsque le sillon externe s'est atténué ou a disparu, ce qui se produit un peu avant le milieu du pied, à mesure que les cordons s'atténuent, en s'éloignant de leur origne.

Soit différence spécifique, soit résultat d'une dissection plus heureuse, le Pl. Beyrichi nous a montré bien plus de commissures transversales que le *Pl. Quoyana*. Nous en avons préparé 24 (fig. U), abstraction faite de la commissure volumineuse qui réunit les cordons en avant. La

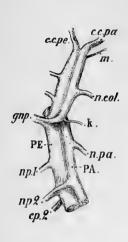


Fig. Y, grossie 7 fois. —
Partie antérieure du
cordon palléo-pédieux
gauche et corne ganglionnaire gauche, vues
du côté externe.



Fig. Z. — Les mêmes, vus du côté interne (le cordon. palléo-pédieux est représenté plus loin en arrière que dans la figure précédente).

Explication des lettres de ces deux figures : ccpa, connectifs cérébropalléaux; ccpe, connectifs cérébro-pédieux; PA, partie supérieure palléale du cordon palléo-pédieux; PE, partie inférieure pédieuse du cordon palléo-pédieux; cp1, commissure principale des cordons palléo-pédieux. (Cette commissure est marquée cp sur la fig. T); cp2, cp3, commissures pédieuses; gnp, grand nerf pédieux antérieur; k, branche pariéto-columellaire du même; np1, np2, nerfs pédieux; npa, nerf issu de la partie palléale des cordons et se distribuant dans la partie supérieure du pied; m, un des nerfs pariétaux; n col, nerf columellaire.

première, la troisième et la quatrième sont particulièrement grosses (comme dans le *Pl. Quoyana*); les autres sont plus réduites et, d'ailleurs, de dimensions fort variées; elles sont toutes assez régulièrement transversales, mais inégalement espacées. Il est possible qu'elles soient réunies par des branches anastomotiques, mais nos recherches n'ont pas porté sur ce point. La dernière n'est pas plus puissante que les autres.

Toutes ces commissures se détachent manifestement de la partie pédieuse au voisinage de son bord inférieur (fig. Y, c p 2); quant à celle qui réunit les cordons à leur origine (fig. Z, c p 1), elle paraît recevoir des fibres de la partie palléale, encore qu'elle embrasse, dans toute leur largeur, les deux parties pédieuses. De sorte que les parties palléales seraient commissurées de la même manière que les parties pédieuses, mais, certainement, à un moindre degré.

Parmi ces derniers, les deux grands nerfs pédieux antérieurs (g n p) se font remarquer, du côté droit et du côté gauche, par la netteté fort grande de leur double origine; il en est de même du deuxième et du troisième nerfs pédieux du côté gauche. Dans ces nerfs mixtes, la partie palléale est supérieure et se rend vraisemblablement aux

points où la partie columellaire du pied se rattache à la partie vraiment pédieuse.

La partie pédieuse des cornes ganglionnaires émet un certain nombre de nerfs peu importants qui se rendent en avant dans le plancher de la cavité antérieure du corps et dans les parois du corps situées un peu au-dessus. Entre ce point et la lèvre inférieure, les nerfs pariétaux antérieurs, plus nombreux à gauche qu'à droite, sont fournis par les connectifs cérébro-pédieux (fig U, n. par. ant.)

2º Nerfs de la partie palléale. — Les nerfs issus de la partie palléale des cordons (fig. Y et Z, n. pa) sont moins nombreux et surtout moins importants que les nerfs pédieux proprement dits; ils se distribuent dans la partie supérieure, ou columellaire, du pied.

Il faut en outre rapporter à la partie palléale des cordons le faisceau supérieur des nerfs mixtes. Ce faisceau palléal est particulièrement puissant dans le grand nerf pédieux et, un peu au-dessus du sillon, émet une branche pariéto-columellaire assez forte (fig. Y et  $\mathbb{Z}$ , k).

La partie palléale des cornes ganglionnaires donne essentiellement naissance à un gros nerf columellaire (fig. U, fig. Y, fig. Z, n. col.) et à quelques branches pariétales ou pariéto columellaires. Le nerf columellaire du Pl. Beyrichi ne prend pas son origine à la même place que celui du Pl. Quoyana; dans cette dernière espèce, nous avons montré qu'il se détache des cordons à peu près au niveau de leur grande commissure (898, 146, fig. 4 et 11, a), tandis qu'il naît franchement des cornes dans le Pl. Beyrichi. Les nerfs pariétaux ou pariéto-columellaires qui se détachent des cornes sont en petit nombre; le plus fort a son origine au voisinage du connectif cérébropalléal (fig. Y et Z, m) et remonte assez haut sur les parois du corps.

Les nerfs pariétaux les plus importants se détachent du connectif, soit au-dessus, soit au-dessous du point de départ de la commissure viscérale (fig. U, n. par. post.). L'un d'eux prend son origine au voisinage de cette dernière, et correspond vraisemblablement au nerf ayant même origine chez le Pl. Quoyana (898; fig. 8, m).

Commissure viscérale. — Comme nous l'avons dit précédemment, la commissure viscérale des Pleurotomaires se détache des connectifs cérébro-palléaux et non, comme dans les autres Gastéropodes, des ganglions palléaux. L'origine de sa branche droite, dans le Pl. Beyrichi, est plus rapprochée des centres cérébroïdes que des cornes ganglionnaires, l'origine de sa branche gauche est, au contraire, plus voisine de celle-ci. Il en est de même dans le Pl. Quoyana, avec cette différence assez sensible que les origines commissurales sont, à droite comme à gauche, un peu plus éloignées des cordons palléo-pédieux.

En étudiant la disposition générale du système nerveux, nous avons suffisamment précisé la topographie et les rapports anatomiques de la commissure viscérale; il ne nous reste dès lors qu'à passer en revue les différents nerfs émis par cette commissure.

A son origine sur le connectif cérébro-palléal du côté droit, la branche commissurale droite donne naissance à un nerf pariétal qui se distribue dans les parois de la cavité antérieure du corps, un peu au-dessus des nerfs pariétaux issus du connectif, au-dessous de l'origine commissurale.

Un peu plus en arrière, à égale distance de cette origine et de l'aorte, se détache un nerf sensiblement plus développé qui suit la paroi du corps en se dirigeant à droite vers le manteau. C'est là, presque certainement, le nerf palléal droit symetrique (fig. T, n pa dr), mais nous l'avons rompu en ouvrant la cavité antérieure du corps, de sorte que nous ne pouvons pas affirmer positivement qu'il distribue ses branches dans la partie droite du manteau. Il a très probablement pour homologue le nerf que nous avons

représenté avec la lettre d dans le Pl. Quoyana (899, fig. 8, 9).

Dans sa partie située au-dessus de l'œsophage, en avant de l'aorte, la branche commissurale droite ou sus-intestinale, émet successivement deux filaments nerveux qui se rendent aux parois dorsales de la cavité antérieure du corps.

Au point où la branche commissurale pénètre à gauche dans le manteau, à l'endroit exact où elle se recourbe brusquement en arrière, un puissant tronc nerveux se dirige vers la pointe branchiale gauche et, presque aussitôt, donne naissance au très volumineux ganglion branchial (g. b.) Ce ganglion a la forme d'un rein et se rattache par son hile à la face supérieure du tronc nerveux. Il est recouvert par les téguments qui, grâce à sa présence, forment en ce point une saillie des plus accentuées (1). Les tissus tégumentaires n'adhèrent pas sensiblement au ganglion et ne paraissent pas modifiés; ils sont très faciles à séparer, sans lésion aucune, de la masse nerveuse sousjacente. Ce ganglion, et la saillie qu'il forme, sont beaucoup moins développés dans les autres Prosobranches diotocardes. Le tronc nerveux se continue un peu à gauche du ganglion, puis se divise bientôt en deux branches, l'une qui suit le bord externe de la pointe branchiale gauche, l'autre qui se dirige dans le manteau. Le premier est le nerf branchial principal (fig. R, n. br.), il est de nature ganglionnaire et, avec les tissus épithéliaux qui le recouvrent, constitue l'organe sensoriel appelé osphradium. Nous n'avons pas étudié ses ramifications branchiales. Le second est le nerf palléal asymétrique (fig. R et fig. T, n. pa. as.); il passe audessous de la pointe branchiale et se distribue à gauche dans le plafond palléal, sans paraître contracter d'anastomoses importantes avec le nerf palléal symétrique du même côté.

<sup>(1)</sup> M. Dall désigne à tort cette saillie sous le nom d'osphradium.

En arrière de la région que nous venons d'étudier nous avons suivi la même branche commissurale (fig. T, br. comm.) jusqu'au fond de la chambre palléale; dans ce trajet, qui est très long, la branche émet sans doute un certain nombre de filaments nerveux destinés à la branchie gauche et aux parties correspondantes du manteau; mais ces filaments ne doivent pas être bien volumineux; en tous cas, nous n'avons pu les suivre, obligés que nous étions de ménager pour une étude d'ensemble, toutes les parties essentielles de notre unique spécimen. La même lacune se retrouvera, pour les mêmes raisons, dans l'étude que nous consacrons plus loin à la branche commissurale du côté opposé.

La branche commissurale gauche (fig. T et U, sub. int.), ou sous-intestinale, émet à peu de distance de son origine, un nerf peu volumineux qui se rend aux parois gauche du corps, comme les nombreux nerfs issus du connectif cérébro-palléal gauche. Un peu plus en arrière elle donne naissance au nerf palléal symétrique qui se rend à gauche (fig. T, n. pa. q.) dans la partie inférieure du manteau. Beaucoup moins volumineux que dans les autres Gastéropodes (où il se détache toujours des ganglions palléaux), ce nerf est néanmoins assez facile à suivre : il remonte superficiellement vers l'orifice interne de la veine palléale gauche (voir la description de cet orifice, p. 182), un peu avant de l'atteindre s'enfonce presque verticalement dans les parois du corps, suit à peu près la même direction que la veine, puis atteint le manteau presque au même point que cette dernière. Nous n'avons pu étudier complètement sa distribution (fig. R, n. pa. g.) à cause du mauvais état dans lequel se trouvait le repli palléal inférieur. On sait que nous n'avions pu reconnaître les nerfs palléaux symétriques dans le Pl. Quoyana.

A une faible distance de l'origine du nerf précédent, la branche sous-intestinale émet une branche nerveuse assez forte (fig. T, n) qui se dirige superficiellement en arrière. Cette branche était rompue à quelque distance de la commissure, mais elle se rend presque certainement dans le muscle columellaire. Elle a pour homologue le nerf que nous avons désigné par la lettre  $l^i$  dans le Pl. Quoyana (898, fig. 8).

Après avoir atteint la ligne d'attache du manteau, à la hauteur où se termine en avant le raphé de la branchie droite, la commissure viscérale émet un gros tronc nerveux qui se comporte exactement comme le tronc nerveux homologue formé à gauche par la branche sus-intestinale (voir p. 227). Puis elle se dirige brusquement en arrière, et suit le bord interne du sinus et du vaisseau collecteurs; un peu avant le point où ce dernier aboutit à l'oreillette droite, elle émet une branche viscérale assez forte (pl. V, fig. 18 et fig. T, n. visc.), se recourbe à gauche et, passant au-dessus de l'intestin, se met en relation avec la branche du côté opposé.

## Œil

L'œil a été bien figuré dans son ensemble par M. F. Woodward (901, pl. 14, fig. 20) et nous renvoyons le lecteur à la description de l'auteur anglais (p. 221); nous insisterons seulement sur la transition fort intéressante qu'on observe entre les cellules épithéliales des téguments voisins de l'œil et les cellules pigmentées de la rétine. Au voisinage de l'orifice de l'œil on voit (pl. V, fig. 15, côté gauche de la coupe) (1), les cellules épithéliales se charger graduellement de granulations pigmentées qui se localisent dans leur extrémité distale; à l'entrée de la cupule de l'œil, le pigment est déjà très abondant, puis on passe par une transition absolument ménagée aux cellules pigmentées de la rétine, disposées comme les cellules épithéliales en

<sup>(1)</sup> Le fond de l'œil, où arrive le nerf optique, n'est pas représenté sur cette figure.

une seule couche, mais dont le pigment est si abondant qu'on ne peut que rarement les séparer les unes des autres. Cette transition, qui montre le caractère très primitif de l'œil des Pleurotomaires, n'a pas été mise en lumière par M. F. Woodward; C. Hilger (885, p. 352, pl. XVI) l'a signalée, mais avec beaucoup moins de netteté, dans l'œil des Patella.

Les Pleurotomaires présentent donc un œil en forme de cupule ouverte, comme les Nautilus et les Patella; la masse transparente formée par la fusion des prolongements des cellules est déjà assez épaisse, mais il reste en son centre une large cavité communiquant avec l'extérieur; chez les Trochidés, on sait que cette substance transparente envahit toute la cupule de l'œil et y forme une sphère transparente jouant le rôle de cristallin: l'œil des Pleurotomaires s'est arrêté à un stade d'évolution moins avancé, et dont le caractère primitif est encore accentué par le passage très lent des cellules épithéliales normales aux cellules de la rétine.

## **Otocystes**

Les otocystes (fig. U, ot.) se présentent dans leur position habituelle; la fig. 19 de la pl. V représente un de ces organes grossi 22 fois. Les otolithes ont la même conformation que chez le Pl. Quoyana (898,142)(1) mais les plus gros d'entre eux atteignent une taille plus forte (pl. V, fig. 20, grossie 235 fois). Les petits sont parfaitement sphériques; ceux de dimensions moyennes sont souvent sphériques, et montrent fréquemment des sphères concentriques d'accroissement; enfin les gros ont une forme moins régulière et sont souvent bosselés, il semble que cette disposition soit due à la soudure de plusieurs petits otolithes, autour desquels les dépôts d'accroissement se disposent

<sup>(1)</sup> Journ. de Conchyl., 1889, p. 10°.

suivant les portions de sphères entrecoupées correspondant à ces divers centres.

La structure de ces otolithes est aussi peu compliquée et aussi primitive que possible.

\* \*

Considérations générales.—Étant données les observations précédentes, on peut affirmer que le système nerveux des Pleurotomaires se distingue de celui de tous les autres Gastéropodes par l'ensemble des caractères suivants:

1º l'absence complète de toute différenciation dans les centres palléaux et viscéraux ;

2º le faible développement des nerfs palléaux symétriques et la dimension remarquable des nerfs palléaux asymétriques;

3º les origines de la commissure viscérale sur les connectifs cérébroïdes et non dans les centres palléaux;

4° le volume considérable du ganglion branchial situé à la base de l'osphradium.

Ces caractères sont de première importance et, pour cette raison, méritent d'être passés successivement en revue.

1º Absence de toute différenciation dans les centres palléaux et viscéraux. — La diffusion extrême des cellules nerveuses est évidemment un des traits essentiels du système nerveux des Pleurotomaires, mais elle ne suffirait pas, à elle seule, pour le distinguer de celui des autres Diotocardes. Nous avons étudié très complètement, sous ce rapport, le système nerveux d'un Trochus, dont M. le professeur Perrier nous a communiqué plusieurs exemplaires, recueillis à Djibouti par M. le Dr Jousseaume. Or, dans cette espèce, nous avons trouvé d'abondantes cellules nerveuses sur une grande partie des commissures et des connectifs, notamment sur toutes les parties dorsales de la branche sus-intestinale. Les divers spécimens de cette espèce, à ce point de vue, sont même très différents les uns des autres, et l'on y observe des variations corrélatives dans le volume du ganglion sus-intestinal et du ganglion viscéral. Il en est probablement de même dans les autres Diotocardes, ainsi que le montre l'allongement et la faible concentration du ganglion viscéral, dans les Haliotides.

Ce qui caractérise surtout les Pleurotomaires, c'est l'absence complète de différenciation dans les centres palléaux et viscéraux.

Pour les premiers, cette absence de différenciation est rendue manifeste par la forme de longs rubans qu'affectent les centres palléaux, par la connexion étroite qu'ils présentent, sur toute leur longueur, avec les rubans pédieux, aussi bien dans les cornes ganglionnaires que dans les cordons; jamais on ne les voit s'isoler partiellement en avant, sous la forme d'une saillie ganglionnaire distincte, comme cela s'observe chez tous les autres Diotocardes, même les plus primitifs. D'ailleurs, l'indépendance des rubans palléaux et des rubans pédieux se manifeste à un plus haut degré que chez ces derniers Gastéropodes, comme le montre le large sillon longitudinal qui les sépare et la présence manifeste de nerfs mixtes, à la fois palléaux et pédieux.

Dans notre mémoire sur le *Pl. Quoyana*, nous avons longuement insisté sur l'importance et la signification de ces faits; il nous suffira de relever ici les conclusions que nous en avons tirées et qui nous paraissent de plus en plus justes (898, 452-463).

Aujourd'hui, comme il y a trois ans, « nous pensons, avec MM. de Lacaze-Duthiers et Boutan, que les cordons du pied des Fissurelles, des Haliotides, des *Turbo* et des Troques, sont palléaux dans leur partie supérieure, pédieux dans leur moitié inférieure; avec MM. Haller,

Pelseneer, Thiele, etc., qu'ils sont les homologues des cordons pédieux des Patelles, des Nérites, des Cyclophores, des Paludines, des Cyprées et des ganglions pédieux de tous les autres Gastéropodes, abstraction faite de la masse ganglionnaire palléale un peu plus abondante qu'ils renferment (1). Nous différons des uns et des autres en attribuant une nature mixte, à la fois palléale et pédieuse, aux centres ganglionnaires (ganglions pédieux de tous les auteurs), condensés ou non, qui envoient des nerfs à la masse musculeuse complexe qu'on désigne sous le nom de pied chez tous les Gastéropodes.

« De ce qui précède, il résulte qu'on doit, avec MM. de Lacaze-Duthiers et Boutan, considérer l'épipodium des Prosobranches (au moins des Prosobranches diotocardes) comme étant de nature palléale. Tant qu'on n'aura pas établi qu'il provient d'un dédoublement du manteau, on ne pourra pas dire que l'épipodium a la même origine et la même nature que ce dernier; mais il est au moins pleural comme le manteau lui-même, comme le muscle colu mellaire et comme les régions des parois du corps qu'innervent les ganglions palléaux isolés. »

Enfin, pour terminer, nous relèverons la conclusion suivante qui donne, mieux que tout autre, l'idée que l'on doit se faire du système nerveux des Gastéropodes archaïques. Si la séparation des rubans des cordons palléopédieux « atteint son maximum chez les Prosobranches les plus primitifs... c'est que, selon toute vraisemblance, ces rubans ne sont autre chose que des centres ganglionnaires primitivement séparés qui se sont rapprochés peu à peu, et ont fini par se suisonner suivant leur longueur. Au début, la ligne de démarcation des deux sortes de centres s'est trouvée

<sup>(1)</sup> On sait en effet, que la substance palléale des cornes ganglionnaires des Pleurotomaires s'isole de plus en plus chez les autres Diotocardes et finit par former des ganglions palléaux bien distincts chez les Monotocardes, chez les Opisthobranches et chez les Pulmonés.

indiquée par un sillon large et profond, puis la concentration s'accentuant, le sillon a disparu peu à peu, en même temps que s'isolait en avant une partie de la substance ganglionnaire palléale sous la forme de ganglions palléaux distincts.»

Ainsi que nous l'avons montré dans notre étude du *Pl. Quoyana*, le système nerveux des Chitonidés est celui qui se ramène le plus facilement à la disposition précédente, surtout si l'on admet, à l'exemple de M. Plate, que la forme ancestrale des Mollusques (y compris les Chitonidés) avait des cordons latéraux libres en arrière, c'est-à dire dépourvus d'anastomose sus-intestinale. Cette supposition n'a rien que de très rationnel, si l'on observe que les *Hanleya*, que M. Plate range parmi les Chitonidés primitifs, présentent une anastomose sus-intestinale relativement réduite (voir Burne, **896**, fig. 111).

Si l'on admet une forme ancestrale chitonienne à cordons latéraux libres en arrière, il suffira que les anastomoses palléo-pédieuses de cette forme se raccourcissent au maximum pour qu'on obtienne les cordons palléopédieux des Pleurotomaires. On arriverait au même résultat, par suppression de l'anastomose sus-intestinale, si l'on accordait à la forme ancestrale un système nerveux d'Hanleya. Dans tous les cas, après la fusion des cordons latéraux et des cordons pédieux, les parties antérieures restées libres des cordons latéraux, débarrassées d'une partie de leurs cellules nerveuses, deviendront les connectifs cérébro palléaux, et la partie antérieure des cordons pédieux les connectifs cérébro-pédieux. D'ailleurs ces cordons ont dû se fusionner en avant de leur grosse commissure antérieure pour former des cornes ganglionnaires semblables à celles du Pl. Beyrichi et du Pl. Quoyana. Les cornes ganglionnaires de cette dernière espèce sont un peu plus longues que celles du Pl. Beyrichi, ce qui semble indiquer un état primitif plus voisin de celui des Chitonidés.

Les cordons palléo-pédieux des Pleurotomaires se font

encore remarquer par le developpement de leur commissure pédieuse antérieure qui est sensiblement plus longue que celle des autres Prosobranches diotocardes. Chez les Chitonidés, cette commissure est encore bien plus allongée, ce qui tient sans doute à l'élargissement considérable de la sole pédieuse; elle se réduit au contraire beaucoup et devient virtuelle chez la plupart des Prosobranches rampants, de sorte que les Pleurotomaires, à ce point de vue encore, rappelleraient les formes ancestrales du groupe.

2º Origines de la commissure viscérale sur les connectifs cérébro-palléaux. — Les origines de la commissure viscérale nous avaient particulièrement frappés dans notre étude du Pl. Quoyana, mais, craignant qu'elles ne fussent spécifiques ou individuelles, nous n'avions pas cru devoir en tirer parti dans nos considérations phylogénétiques.

« A ce propos disions-nous alors (898, 173), qu'il nous soit permis de signaler aux zoologistes l'intérêt tout particulier qui s'attache aux origines de la commissure viscérale chez les Pleurotomaires; situées sur les connectifs cérébro-palléaux, elles sont certainement fort curieuses et ne ressemblent guère à celles des autres Gastéro-podes. Mais avant de chercher la raison de ces origines remarquables et d'en tirer parti pour expliquer l'origine des Gastéropodes, il faut être bien certain qu'elles ne sont pas spécifiques et secondaires, mais primitives et caractéristiques du genre. C'est un point important sur lequel nous fixeront bientôt, il y a lieu de l'espérer, d'autres anatomistes. »

Puisque la fortune a voulu que nous fussions les anatomistes qui devaient établir la généralité de ce caractère chez les Pleurotomaires, il nous reste maintenant à en fixer la signification (1).

<sup>(1)</sup> Ce caractère frappe dès qu'on étudie le système nerveux des Pleurotomaires; M. Woodward l'a observé, comme nous, dans le Pl. Beyrichi.

On sait que les nombreux ners issus des cordons palléaux des Chitonidés innervent à la fois les viscères et le manteau et qu'ils ressemblent tout à fait, sous ce rapport, aux ners émis par la commissure viscérale des Gastéropodes. Chez les Pleurotomaires, cette ressemblance est portée au plus haut degré, parce que tous les ners palléaux et viscéraux naissent de la commissure, y compris même les ners palléaux symétriques, qui sont fort réduits.

Il semble dès lors tout naturel de considérer la commissure viscérale des Pleurotomaires comme le résultat de la fusion, en deux troncs latéraux munis de cellules nerveuses, de tous les nerfs palléaux et viscéraux (mais non des nerfs pleuraux) émis par les cordons supérieurs des Chitonidés: ces troncs se seraient séparés des cordons supérieurs au moment de leur fusion avec les cordons pédieux et d'ailleurs auraient formé une anse commissurale par une anastomose secondaire au-dessous de l'intestin. B. Haller avait cru trouver cette anastomose dans le Chiton magnificus (894 a), mais les recherches de M. Thiele (895) et de M. Plate (895, 896, 896 a) n'ont pas confirmé cette découverte. « Malgré ces observations déconcertantes, dirons-nous aujourd'hui comme il y a trois ans (898, 168), tous les auteurs admettent et nous admettons avec eux, que la commissure viscérale primitive a dû se produire par un procédé analogue et former une anse sous-intestinale anastomotique, qui reliait entre eux les cordons palléaux. Les Chitonides sont assez variables dans leur structure pour qu'on puisse espérer y trouver quelque jour les débuts de cette anse commissurale. »

Depuis l'époque où nous écrivions ces lignes, M. Plate a effectué ses belles recherches sur les Chitonidés (897, 899, 9C1) sans pouvoir observer nulle part les traces de l'anastomose. Il y a donc lieu de croire que cette néoformation ne s'est pas produite chez les descendants de la forme ancestrale qui ont donné les Chitonidés, et qu'elle s'est exclusivement localisée chez les autres Mollusques, à mesure que le pied se séparait de la masse viscérale.

La formation de cette anastomose étant une fois admise. rien n'est plus simple que d'expliquer les origines singulières de la commissure viscérale chez les Pleurotomaires. Elles sont restées rapprochées du point de départ primitif des cordons latéraux des Chitonides, c'est-à-dire au voisinage plus ou moins immédiat des ganglions cérébroïdes. Les origines commissurales sont moins éloignées de ces ganglions à droite qu'à gauche, parce que la torsion tendait à en rapprocher celle de droite et à en éloigner celle de gauche. Primitivement, les deux branches commissurales devaient se détacher des ganglions cérébroïdes; dans les Pleurotomaires, elles se rapprochent plus ou moins des cornes et, lorsque celles-ci se différencient en centres palléaux distincts, c'est au sommet de ces centres que se trouvent les origines commissurales apparentes. En fait, dans les Pleurotomaires, les origines réelles sont déjà en partie dans les centres palléaux non différenciés, comme le montre le puissant développement des connectifs cérébro-palléaux au-dessous d'elles, mais les origines apparentes sont encore assez proches des ganglions cérébroïdes, ce qui rappelle la forme chitonienne ancestrale.

3º Développement relatif des différents ners palléaux. — Si les considérations que nous venons d'exposer ont un fondement sérieux, il doit en résulter que tous les ners palléaux des Gastéropodes primitifs sont asymétriques, parce que le manteau qu'ils desservent a dû se déplacer de 180º pour produire la torsion de la commissure viscérale. De la sorte, tous les ners de la branche commissurale droite (ou sus-intestinale) devraient se distribuer dans la partie gauche du manteau, et tous les ners de la branche commissurale gauche (ou sous-intestinale) dans la partie droite du même organe.

En réalité, il en est presque ainsi chez les Pleurotomaires ; dans ces Gastéropodes, tous les nerfs du manteau sont asymétriques, à l'exception des deux petits nerfs symétriques dont nous avons parlé plus haut. Il n'en est pas de même chez les autres Gastéropodes diotocardes: dans l'Haliotide, d'après H. de Lacaze-Duthiers (859). les nerfs palléaux asymétriques sont déjà beaucoup moins developpés que ceux des Pleurotomaires et inversement, les nerfs symétriques sont relativement beaucoup plus forts; ce double caractère est bien plus manifeste encore chez les Fissurelles, comme on peut s'en convaincre par les figures de M. Boutan (888, Pl. XXXVI, fig. 1, 3, 4), ensin il se manifeste à un très haut degré chez les Turbonidés et chez les autres Prosobranches, les nerfs symétriques de ces animaux atteignant un développement énorme, tandis que les nerfs palléaux asymétriques ne jouent qu'un faible rôle dans l'innervation du bord antérieur du manteau.

Il semble dès lors que les nerfs palléaux symétriques sont des formations secondaires, qui auraient pris naissance postérieurement à la torsion chez les formes primitives. pour acquérir ensuite une importance de plus en plus grande au détriment des nerfs palléaux primitifs, c'est-àdire des nerfs palléaux asymétriques. A cette manière de voir on pourrait objecter que si les nerfs palléaux symétriques sont des formations secondaires, il serait naturel de les voir se détacher des centres palléaux et non, comme on l'observe dans les Pleurotomaires, de la commissure viscérale. Mais on peut croire que ces nerfs ne différaient pas primitivement des autres nerfs palléaux, qu'ils avaient comme eux une origine commissurale, et qu'au lieu de se diriger asymétriquement en des points très éloignés du corps, ils ne sont rendus secondairement à la partie du manteau la plus rapprochée.

Les modifications ultérieures des nerfs palléaux sont

le résultat d'une « tendance à la symétrie, et surtout à la symétrie bilatérale, » qui « se fait remarquer chez tous les animaux, qu'ils soient réguliers ou irréguliers. La symétrie des Prosobranches ayant été dérangée considérablement par la torsion du système nerveux, il naturel qu'une symétrie approchée ait dû se reconstituer dans ces animaux. » (E. L. Bouvier, 887, 368). La symétrie approchée des Gastéropodes s'est effectuée par divers processus que l'un de nous a indiqués ailleurs (887, 368-371), et auxquels se rattachent très visiblement les variations des nerfs de la collerette palléale. Représentés par une paire de filets nerveux très réduits, les nerfs palléaux symétriques des Pleurotomaires se sont progressivement développés chez les autres Gastéropodes, en même temps que se réduisaient les nerfs palléaux asymétriques. Avant nos recherches sur les Pleurotomaires, les zoologistes avaient été surtout frappés par l'innervation symétrique du manteau et n'accordaient qu'une faible attention aux nerfs palléaux asymétriques; cette conception du système nerveux a été utilisée par M. Bütschli et par M. Grobben (voir plus haut, p. 137) dans leurs hypothèses sur la torsion des Gastéropodes, mais comme elle est radicalement fausse quand on l'applique aux formes primitives des groupes, il n'est pas excessif de prévoir des remaniements dans certaines parties de ces hypothèses.

Les considérations précédentes s'appliquent exclusivement aux Prosobranches, c'est-à-dire aux Gastéropodes qui ont conservé la torsion et l'asymétrie primitives. Chez les Gastéropodes hermaphrodites (Opistobranches et Pulmonés), on sait que la torsion des formes primitives s'est progressivement atténuée et a plus ou moins disparu par suite d'une détorsion phylogénétique qui a rétabli, à divers degrés, une certaine symétrie organique. Il résulte de ce fait que les nerfs palléaux d'origine commissurale n'ont pas eu à se modifier chez ces animaux, et que ceux issus

des ganglions palléaux ont dû conserver les faibles dimensions qu'ils avaient dans les formes primitives où existait encore la torsion. En fait, les ganglions palléaux des Opisthobranches et des Pulmonés ont pour rôle essentiel de donner naissance à la commissure, les branches nerveuses qu'ils émettent sont généralement peu importantes et, en tous cas, ne présentent que des relations nulles ou fort restreintes avec le manteau. Il y a lieu de croire que les nerfs palléaux symétriques des premiers Gastéropodes hermaphrodites étaient peu développés comme ceux des Pleurotomaires et que dans la suite, à mesure que se produisait la détorsion, ils ont perdu leur raison d'être et que leur disparition a été compensée par le développement plus grand des nerfs palléaux d'origine commissurale.

4º Volume considérable du ganglion branchial. — De tous les caractères anatomiques fournis par les Pleurotomaires, le plus remarquable peut-être est le développement extraordinaire du ganglion que présente à sa base la pointe branchiale. Ce ganglion se retrouve chez d'autres Gastéropodes, surtout dans les Diotocardes; avec H. de Lacaze-Duthiers, on lui donne généralement le nom de ganglion branchial, encore que certains zoologistes, à l'exemple de Spengel, le qualifient de ganglion olfactif. F. Bernard a longuement exposé les raisons pour lesquelles il est préférable de l'appeler ganglion branchial. Cette dénomination est celle que nous lui avons toujours accordée dans ce mémoire.

La signification de ces ganglions est restée, jusqu'ici, un des points les plus obscurs de l'anatomie des Mollusques. Dans un résumé fort substantiel F. Bernard (890, 255) a fait un exact exposé des opinions émises par les divers auteurs sur le ganglion branchial et la fausse branchie ou son homologue l'organe de Lacaze :

« 1° Pour Spengel, dit-il, il n'y a là morphologiquement qu'un seul organe (organe olfactif);

- « 2º Pour M. Bouvier, il y a deux organes morphologiquement distincts: 1º fausse branchie et nerf du support branchial des Diotocardes; 2º ganglion branchial et ganglion sus-intestinal;
- « 3° Pour Bela Haller (1) il y en a trois: 1° fausse branchie; 2° ganglion branchial; 3° ganglion sus intestinal (avec lequel peut se fusionner le ganglion branchial);
- « 4º Pour Imering, il y en a quatre: 1º branchie rudimentaire; 2º organe de Lacaze; 3º ganglion supra-intestinal; 4º ganglion branchial. »

Voyons maintenant si l'anatomie des Pleurotomaires peut jeter quelque jour sur cette question controversée. Un premier fait doit nous frapper tout d'abord, c'est l'énorme développement du ganglion branchial chez les Pleurotomaires et sa réduction chez tous les autres Diotocardes; un second ne mérite pas moins d'être mis en relief, c'est l'absence complète, chez l'Haliotide, de ganglion sus-intestinal et de ganglion sous-intestinal, malgré la grande réduction du ganglion branchial. De ces deux faits on peut sûrement conclure, avec MM. B. Haller, Bernard, Pelseneer et Plate, que le ganglion branchial est un centre indépendant, bien distinct du ganglion sus-intestinal et du ganglion sous-intestinal. Un autre caractère nous conduit à la même conclusion avec une évidence non moins grande, c'est la présence d'un ganglion sous intestinal chez la plupart des Gastéropodes monobranches, c'est-à-dire chez des formes où, la branchie droite ayant disparu, il ne saurait y avoir de ganglion branchial correspondant.

Ce simple exposé suffit pour nous faire rejeter l'opinion de M. Bouvier et pour adopter celle de M. B. Haller. Nous laissons de côté les hypothèses de Spengel et de M. von Ihering, F. Bernard ayant montré qu'elles ne reposaient pas sur des fondements sérieux.

<sup>(1)</sup> Et aussi pour M. Pelseneer.

Cette question étant résolue, nous pouvons observer que les ganglions de la commissure (ganglions sus-intestinal et sous-intestinal, ganglions viscéraux), se développent progressivement à mesure qu'on s'élève dans le groupe des Prosobranches. Très réduits ou nuls chez les Turbo, ils existent manifestement chez les Trochidés (ainsi qu'il résulte des observations de M. Pelseneer (899) sur le Gibbula cineraria et des nôtres propres sur d'autres Trochidés), acquièrent un développement plus grand encore chez les Fissurelles (Boutan, 885) et se rencontrent plus ou moins bien formés chez la plupart des espèces monobranches.

Nous observerons en outre que dans beaucoup de formes inférieures, ces ganglions sont mal délimités et se continuent par tous les degrés avec les parties voisines de la commissure, plus ou moins riches en cellules. C'est ce que H. de Lacaze-Duthiers (859) a nettement mis en évidence pour le ganglion viscéral de l'Haliotide, M. Haller pour le ganglion sous-intestinal et les ganglions viscéraux de la Nerita ornata (894, fig. 129), et M. Bouvier (887) pour le ganglion sous-intestinal des Cyclophores; c'est ce que nous avons observé nous-mêmes dans plusieurs Trochus pour les divers ganglions de la commissure. On sait que chez les Prosobranches archaïques, les cellules nerveuses ne sont pas toutes concentrées dans les ganglions, mais se dispersent à divers degrés dans les commissures et les connectifs, souvent même dans les nerfs (1), il semble que les cellules ainsi éparses se rassemblent peu à peu à mesure qu'on s'élève dans le groupe et que les ganglions situés sur la commissure soient le résultat de cette concentration. Tel serait, d'après nous, l'origine des ganglions sus-intestinal et sous-intestinal.

<sup>(1)</sup> Par exemple dans l'anse formée par les nerfs palléaux symétriques, ainsi que M. B. Haller l'a montré dans la *Lottia viridula* (894, 3, fig. 1).

Mais quelle est alors l'origine du ganglion branchial? Indépendant, à coup sûr, des divers ganglions de la commissure, nous le voyons acquérir tout d'abord, comme le montrent les Pleurotomaires, des dimensions exagérées, puis se réduire rapidement chez les Diotocardes et disparaître sans laisser de traces chez les Monotocardes. Ce ganglion nous apparaît ainsi comme un organe héréditaire dont l'origine ne peut être cherchée que dans la forme ancestrale du groupe.

Or, de tous les Mollusques symétriques non déformés (abstraction faite des Nautiles qui se rattachent vraisemblablement à la même souche, et qui, d'ailleurs, ont déjà subi la flexion ventrale), les seuls qui présentent un ganglion branchial et un osphradium sont les Chitonidés. Signalée par Spengel (881) dans les Chitonidés, l'existence de ces formations nerveuses a été mise en doute depuis par divers auteurs, puis démontrée ensuite par Burne (896), au moins chez le Hanleya abyssorum. Dans cette espèce, le nerf de l'osphradium suit le vaisseau branchial efférent et présente à sa base un fort renslement ganglionnaire (ganglion proximal de M. Burne). C'est là, presque exactement, la disposition que présentent le ganglion branchial et le nerf de l'osphradium dans les Diotocardes et dans les Pleurotomaires notamment (1) et, dès lors rien ne nous empêche d'homologuer le nerf ganglionnaire de l'Hanleya avec le nerf de l'osphradium des Diotocardes et son ganglion basilaire avec le ganglion branchial de ces derniers. Le ganglion branchial des Pleurotomaires étant beaucoup plus volumineux que le ganglion situé à la base d'une branchie de Chitonidé, il semble naturel de le considérer comme provenant de la fusion de plusieurs de ces derniers.

<sup>(1)</sup> C'est sans doute par suite d'un lapsus que M. Burne considère l'osphradium de tous les Mollusques non Chitonidés, comme étant en relation avec le vaisseau branchial afférent. Le ganglion dont parle M. Burne a été retrouvé dans de nombreuses formes par M. Plate (901).

Nous ne voyons pas, pour notre part, le moyen d'expliquer autrement les dimensions considérables du ganglion branchial des Pleurotomaires. Si l'on se rappelle que nous avons été conduits à admettre l'existence de plusieurs paires de branchies chez l'ancêtre chitonidien de ces animaux, on considèrera le ganglion branchial très volumineux des Diotocardes archaïques comme la masse concentrée des ganglions basilaires des diverses branchies de l'ancêtre et l'on fera remonter sa formation à l'époque où la réduction branchiale s'est produite pour donner naissance, après torsion, aux Diotocardes dibranchiaux.

On pourrait tenter d'expliquer la réduction rapide et la disparition du ganglion branchial en admettant que ses éléments nerveux ont progressivement émigré dans la partie nerveuse de l'osphradium, car il semble qu'il existe un balancement entre cette dernière et le ganglion. Mais en fait, ce balancement n'est qu'apparent, car si l'on compare les Diotocardes communs aux Pleurotomaires, on y trouve sensiblement le même osphradium et des ganglions branchiaux de volume bien différent. Il est néanmoins fort possible que cette manière de voir soit en partie fondée, mais nous croyons plutôt que le ganglion branchial disparaît, au moins partiellement, dans le cours de l'évolution.

Nous avons admis précédemment (p. 236) que la commissure viscérale des Gastéropodes pouvait être considérée comme le résultat de la fusion de tous les nerfs issus des cordons palléaux de l'ancêtre chitonidien, et suivant notre hypothèse, cette fusion a été accompagnée d'un déplacement de toutes les origines apparentes de ces nerfs palléaux, ces origines s'étant avancées en se fusionnant, jusqu'au voisinage des ganglions cérébroïdes. Que sont devenus, pendant ces transformations, les ganglions branchiaux multiples de la forme chitonidienne et les nerfs branchiaux qui unissaient ces ganglions aux cor-

dons palléaux? On peut conceveir un stade transitoire dans lequel ces ganglions étaient encore distincts les uns des autres et se rattachaient, par des nerfs branchiaux également distincts, à la commissure viscérale résultant de la fusion de tous les nerfs palléaux : à ce moment la commissure viscérale se comportait donc par rapport aux nerfs branchiaux et aux ganglions comme le faisaient les cordons palléaux de la forme chitonidienne. Si maintenant nous remarquons que les ganglions branchiaux des Chitonidés sont ordinairement peu éloignés des cordons palléaux (chez l'Hanleya abyssorum, par exemple, ces deux formations sont très rapprochées), autrement dit que les nerfs branchiaux sont fort courts, il est naturel d'admettre que chez les Gastéropodes ancestraux, les nerfs branchiaux sont restés courts et que les ganglions branchiaux devaient être très voisins de la commissure viscérale qui remplaçait, au point de vue qui nous occupe, les cordons palléaux.

Après fusion des ganglions branchiaux et des nerfs branchiaux correspondants en un seul ganglion et un seul nerf branchial, ce rapport de voisinage a dû être conservé tout d'abord : ainsi s'explique la position du ganglion branchial des Pleurbtomaires au voisinage immédiat de la commissure viscérale, disposition qui n'est pas moins remarquable que le volume démesuré du ganglion. Chez les autres Diotocardes, le pédoncule nerveux qui rattache le ganglion à la commissure s'allonge beaucoup plus, ce qui tient à ce que la partie antérieure des branchies s'éloigne davantage du dos. Cet écartement antérieur des branchies est facilité, chez les espèces dibranchiales, par la forme patelloïde du corps qui permet à la chambre palléale de s'élargir en avant (Haliotis, Fissurella, etc.); chez les espèces monobranches, il est dû à l'atrophie de la branchie droite, atrophie qui permet à la branchie gauche de s'avancer un peu du côté droit.

Quoi qu'il en soit, rien n'est changé foncièrement dans

les connexions anatomiques des Gastéropodes lorsque le ganglion branchial a disparu ; le nerf de la fausse branchie continue à se détacher de la commissure et les nerfs de la branchie s'en détachent également, ainsi que les nerfs palléaux asymétriques. Il est vrai que chez les Diotocardes la plupart des nerfs de la branchie et les nerfs palléaux asymétriques émergent du ganglion branchial, mais ce n'est là qu'une apparence et ils se rattachent en réalité à la commissure, comme le prouve manifestement l'étude des Monotocardes.

Discussion de la thèse de M. Plate relative au système nerveux des Diotocardes (ou Rhipidoglosses). — A la suite de ses belles recherches sur les Chitonidés, M. Plate a consacré un chapitre important aux affinités des Polyplacophores et des Rhipidoglosses (901, chap. 4), en se basant essentiellement sur le système nerveux de ces animaux. Les opinions de cet auteur étant tout à fait différentes de celles que nous avons soutenues ici et dans notre mémoire relatif au Pl. Quoyana, nous croyons utile de les discuter complètement.

Nous suivrons pour cela la même marche que M. Plate, c'est-à-dire que nous examinerons d'abord sa théorie et que nous répondrons ensuite aux objections qu'il présente à la nôtre.

1º Critique des opinions de M. Plate. — A l'exemple de Spengel, de M. Pelseneer et de la plupart des auteurs allemands, M. Plate n'admet pas que les cordons latéraux des Chitonidés soient venus se fusionner avec les cordons pédieux, ainsi que nous l'avons admis; ils auraient, au contraire, abandonné les parois du corps pour aller se loger dans la cavité centrale où ils auraient formé la commissure viscérale et les ganglions palléaux. Telle est la thèse soutenue par M. Plate; examinons les documents sur lesquels il l'établit.

a. - L'homologie de la commissure viscérale (plus les

ganglions palléaux) avec les cordons palléaux (latéraux) des Chitonidés, ressort, dit M. Plate, de l'identité de l'innervation.

Cette homologie nous paraît, en effet, bien réelle, mais elle ne permet pas de trancher le différend qui nous sépare, car elle s'accorde également bien avec l'origine que nous attribuons à la commissure viscérale (1).

b. — On ne saurait, ajoute M. Plate, expliquer autrement d'une manière satisfaisante l'origine de la commissure viscérale, car on ne voit pas comment ce pourrait être une formation nouvelle et encore moins comment cette formation nouvelle desservirait les mêmes régions que les cordons latéraux des Chitonidés.

A cela nous répondrons: 1° que la commissure viscérale, telle que nous l'avons comprise, doit forcément innerver les mêmes parties que les cordons latéraux, puisqu'elle est formée par la fusion des nerfs issus de ces cordons; 2° que les deux grands nerfs latéraux issus de cette fusion ont formé une anse commissurale sous-intestinale par une de ces réunions anastomotiques qu'on observe si fréquemment chez les Mollusques, toutes les fois que des branches nerveuses se distribuent dans les mêmes organes.

Si l'on objecte que notre théorie réclame deux suppositions, la formation d'une anastomose viscérale sous-intestinale et la suppression de la partie sus-intestinale des cordons latéraux, nous répondrons que celle de M. Plate nous oblige d'admettre, d'après l'auteur lui-même : 1º que les cordons latéraux étaient d'abord indépendants (2);

<sup>(1)</sup> M. Plate observe que cette homologie n'est pas absolue, car l'estomac, le foie et l'intestin des Chitonidés sont innervés par les ganglions buccaux. Si c'était là une différence absolue entre les Gastéropodes et les Chitonidés, on pourrait en tirer une objection contre la théorie de M. Plate, aussi bien que contre la nôtre. Nous reviendrons plus loin sur cette question.

<sup>(2)</sup> Ainsi que nous l'avons fait observer plus haut (p. 236), il est fort possible que l'anastomose sus-intestinale n'ait jamais existé chez les ancêtres chitonidiens des Gastéropodes. Si nous l'avons admise, c'est pour nous rapprocher le plus possible d'animaux actuels dont la structure est bien connue.

2º qu'ils se réunirent au-dessus de l'intestin; 3º que cette anastomose sus-intestinale disparut et 4º qu'il se forma à sa place une anastomose sous-intestinale. Il y a là, comme on le voit, équivalence de supposition des deux côtés.

c. — M. Plate admet que dans le Prorhipidoglosse ancestral, les cellules ganglionnaires des cordons latéraux se concentrèrent en avant pour former deux ganglions palléaux et en arrière pour donner naissance au centre viscéral, — que les cordons latéraux se séparèrent des cordons pédieux par suppression de toutes les anastomoses palléo-pédieuses, sauf une seule qui devint le connectif palléo-pédieux; — enfin que les cordons latéraux ainsi devenus libres, pénétrèrent dans la cavité du corps où ils étaient mieux protégés, et y formèrent la commissure viscérale.

Les objections se dressent nombreuses contre cette manière de voir. Comment admettre que le Prorhipidoglosse ancestral possédait des ganglions viscéraux et palléaux bien concentrés lorsque les Pleurotomaires nous une commissure viscérale présentent uniformément tapissée de cellules ganglionnaires, sans trace de ganglions viscéraux, et lorsqu'il est impossible de trouver, dans les mêmes formes, la trace d'une concentration dans les ganglions palléaux? Il est facile de dire que la Patelle est à un stade plus primitif que les Diotocardes, mais je ne crois pas que M. Plate l'ait démontré et même en admettant son hypothèse, comment arrivera-t-il à établir que les centres viscéraux et palléaux, bien concentrés dans les Prorhipidoglosses et dans les Docoglosses, sont devenus absolument diffus dans les Pleurotomaires et, à un degré un peu plus faible, mais fort apparent néanmoins, dans les autres Diotocardes? Est-ce que la diffusion des cellules nerveuses n'est pas un caractère des formes primitives? et les Diotocardes, à ce point de vue, ne rappellent-ils pas profondément les Chitonidés? Cette objection suffit, selon

nous, pour faire rejeter le schéma du système nerveux que M. Plate attribue au Prorhipidoglosse ancestral.

Au surplus, il est tout à fait illogique d'accorder à un animal des centres palléaux concentrés, lorsque les nerfs que ces centres doivent émettre sont encore des plus réduits. C'est le cas des Pleurotomaires qui présentent, comme nous l'avons établi, de puissants nerfs palléaux asymétriques (nerfs palléaux du ganglion branchial), tandis que leurs nerfs palléaux symétriques (issus des centres palléaux) restent très rudimentaires. Tel est l'état que l'on observe dans une forme tordue, le Pleurotomaire, qui présente le type Gastéropode parfaitement réalisé; comment cette forme dériverait-elle d'un type ancestral où les nerfs palléaux et leurs centres offriraient les dispositions qu'on observe dans les types de Gastéropodes dont les nerfs et les centres sont arrivés à leur état définitif?

D'un autre côté, il est clair qu'on peut admettre que la suppression des anastomoses a mis en liberté les cordons latéraux et leur a permis de se transformer en commissure viscérale, mais si cette suppression progressive est un caractère de l'évolution des Chitonidés, rien ne prouve qu'elle soit en même temps un caractère de l'évolution des Gastéropodes. Tant qu'on n'aura pas établi que cette règle d'évolution s'applique aux deux groupes, rien ne nous empêchera de considérer comme sérieux les arguments qui nous font considérer les cordons ganglionnaires des Diotocardes comme le résultat de la fusion, par raccourcissement des anastomoses, des cordons pédieux, et des cordons latéraux. Les processus évolutifs d'un même organe sont parfois fort différents dans [deux groupes voisins; que l'on compare, à ce point de vue, la commissure viscérale des Céphalopodes et celle des Gastéropodes prosobranches.

d. — M. Plate admet, comme nous l'avons fait dans notre mémoire sur le Pl. Quoyana (898), que le pied et la

région pleurale ne sont pas morphologiquement distincts, mais il pense que le pied et la région pleurale inférieure sont innervés par les ganglions pédieux seulement et que le sillon longitudinal qu'on trouve dans les cordons pédieux des Diotocardes est le résultat d'une différenciation nerveuse de ces cordons, en une partie dorsale sensible, destinée à l'épipodium, et en une partie ventrale pour les muscles moteurs. En d'autres termes, ces cordons seraient simples et ne renfermeraient aucun élément des centres palléaux. C'est l'ancienne opinion de Spengel, reprise par M. B. Haller, par M. Pelseneer et par l'auteur.

Nous croyons avoir suffisamment réfuté cette opinion dans notre mémoire sur le Pl. Quoyana, et comme les raisons que nous donnions alors n'ont pas été contestées, il y a lieu de croire qu'elles étaient bonnes. Au surplus, la manière de voir de M. Plate se rapproche singulièrement de la nôtre, puisqu'il admet que les régions pleurales entrent dans la composition du pied et qu'il voit dans les ganglions pédieux des centres à la fois pleuraux et pédieux, puisque même il admet que les parties pleurales supérieures peuvent être innervées par les ganglions palléaux et les parties inférieures par les ganglions pédieux. La différence entre M. Plate et nous, c'est qu'il voit dans les centres pédieux des Gastéropodes des ganglions absolument distincts des ganglions palléaux, tandis que nous les considérons comme formés par une partie palléale et une partie pédieuse. Dans les Pleurotomaires les centres ganglonnaires palléaux sont fusionnés sur toute leur longueur avec les cordons pédieux; dans les autres Diotocardes, une PARTIE de la substance palléale s'isole plus ou moins sous forme de ganglions palléaux; dans les autres Gastéropodes, les ganglions palléaux deviennent bien distincts et le reste de la substance palléale se fusionne avec toute la substance pédieuse pour former les ganglions pédieux des auteurs.

Comme on le verra plus loin (voir p. 259) M. Plate n'a

rien objecté à cette manière de voir si simple et si naturelle, sinon qu'elle est contredite par son hypothèse des Prorhipidogloses à ganglions palléaux déjà concentrés. Mais cette hypothèse, on l'a vu, est en opposition formelle avec tout ce que l'on sait du système nerveux des Gastéropodes archaïques.

Par contre, il n'est pas difficile d'établir combien est peu fondée la théorie de M. Plate. Si l'épipodium est la cause de la division des cordons du pied en deux rubans, l'un dorsal et l'autre ventral, comment se fait-il que ces deux rubans soient parfaitement nets dans les Fissurelles, où l'épipodium est fort réduit? et comment expliquer surtout que ces cordons, chez les Pleurotomaires, présentent la division la plus nette en avant, c'est-à-dire dans la région la plus éloignée de l'épipodium prétendu, celle qui n'envoie à cette formation que des nerfs peu importants?

Si les rubans supérieurs des cordons sont destinés à l'innervation des parties pleurales inférieures et à l'épipodium, comment expliquer les nerfs mixtes des Pleurotomaires qui sont formés manifestement par une racine du cordon dorsal et par un nerf pédieux ventral?

En fait, il suffit de jeter un coup-d'œil sur les cordons des Pleurotomaires pour acquérir la conviction que leurs cornes palléales sont la continuation immédiate des rubans dorsaux. Rien absolument ne les sépare, les cornes palléales sont le prolongement direct des rubans dorsaux, comme les cornes pédieuses sont les prolongements des rubans ventraux. Et si l'on voulait voir dans les cornes palléales des centres ganglionnaires distincts des rubans dorsaux, il n'y aurait aucune raison pour ne pas considérer les cornes pédieuses comme différentes des rubans ventraux.

e. — M. Plate décrit ensuite les phases principales de l'évolution du système nerveux chez les Rhipidoglosses et les Docoglosses. La plupart sont largement justifiées par les faits (écartement des ganglions cérébroïdes, réduction

des commissures pédieuses, origine des ganglions de la commissure, formation de la dialyneurie et de la zygoneurie); mais l'auteur revient de nouveau sur la concentration hypothétique des ganglions palléaux chez le Rhipidoglosse ancestral et il admet : 1° que ces ganglions restent isolés dans les Docoglosses comme dans la forme ancestrale : 2° que chez les Rhipidoglosses au contraire ils viennent se fusionner peu à peu à l'extrémité antérieure des cordons pédieux.

Nous ne voulons pas discuter de nouveau cette hypothèse que nous avons déjà rejetée plus haut. Il nous suffira de dire qu'elle conduit l'auteur à cette singulière conclusion que les Pleurotomaires sont, de tous les Diotocardes, ceux qui ont le système nerveux le plus différencié « Patella, dit en effet M. Plate (901,571) hat nach meiner Ansicht unter den Prosobranchiern im Allgemeinen die primitive Form des Nervensystems am reinsten bewahrt, doch finden sich auch hier genug secundäre Verhältnisse (lange Cerebralcommissur; Labialganglien, geringe Zahl der Pedalcommissuren, Mantelringnerv); am höchsten differenzirt ist dasselbe im Allgemeinen unter den Diotocardiern bei Fissurella, welche Gattung nur in einem Punkte, nämlich in der Verschmelzung der Pleuralganglien mit dem Fussmark, noch von Pleurotomaria übertroffen wird. » Il est probable que M. Plate n'aurait pas émis une opinion aussi hasardée s'il avait pu faire l'étude du système nerveux des Pleurotomaires. Rien n'est franchement différencié dans le système nerveux des Pleurotomaires, on v voit les ébauches des centres futurs les plus primitifs, mais les cellules nerveuses sont encore partout éparses et nulle part on ne les voit se réunir pour former des ganglions sur les commissures viscérales. On ne peut imaginer un système nerveux plus primitif de Gastéropode. Nous ne dirons plus qu'un mot, pour terminer. S'il est vrai, comme le pense M. Plate, que les ganglions palléaux

étaient isolés au début et qu'ils se sont ensuite fusionnés avec la partie antérieure des ganglions pédieux, chez les Diotocardes, on ne saurait nier qu'ils tendent au contraire à s'isoler et à rester indépendants chez les Monotocardes, ce qui nous conduirait à admettre que l'évolution du système nerveux a été diamétralement différente dans les deux subdivisions de l'ordre. Et pourtant, il n'y a pas de groupe, dans tout le règne animal, où l'évolution du système nerveux se continue avec un enchaînement plus régulier et plus net.

Ainsi, la théorie de M. Plate se heurte de toutes parts à des difficultés insurmontables; on peut ne pas tenir compte de ces difficultés, mais ce n'est pas sans enfreindre les règles zoologiques qui paraissent les plus sûres et les mieux établies. C'est pour se conformer à son schéma du Prorhipidoglosse que M. Plate considère les Pleurotomaires comme les plus différenciés des Diotocardes, les Patelles comme des formes bien plus archaïques, et la disparition de l'individualité des centres palléaux comme une différenciation évolutive; ne serait-il pas plus simple de modifier le schéma de telle sorte qu'il ne conduisit plus à des suppositions aussi manifestement contraires à la réalité?

2º Réponse aux objections de M. Plate. — Ainsi qu'on l'a vu plus haut, nous admettons: 1º que les cordons du pied des Diotocardes résultent de la fusion des cordons pédieux et des cordons latéraux de l'ancêtre chitoniforme, fusion qui se serait produite sur toute la longueur des cordons, sauf en avant au voisinage des ganglions cérébroïdes (ce qui donne les deux connectifs latéraux de chaque côté) et en arrière dans la partie sus-intestinale des cordons latéraux, qui aurait disparu; 2º que les nerfs palléaux et viscéraux issus des cordons latéraux se sont fusionnés pour former les deux branches de la commissure viscérale, branches qui se sont réunies en arrière par une

anastomose sous-intestinale; 3° que les cordons du pied sont mixtes, palléaux dans leur partie dorsale, pédieux dans leur partie ventrale, mais qu'une partie de leur substance palléale s'est isolée progressivement pour donner naissance aux ganglions palléaux, le reste de la partie palléale et toute la partie pédieuse formant les ganglions pédieux définitifs.

Ceci posé, examinons rapidement les objections que nous oppose M. Plate :

a. — On ne connaît, dit-il, aucune forme intermédiaire, qui permette d'établir la fusion des cordons latéraux avec les cordons pédieux. Cette opinion est donc purement hypothétique, bien plus, la phylogénie des Chitonidés montre au contraîre que les cordons latéraux ont une tendance à s'isoler des cordons pédieux.

Cette objection de M. Plate n'est, en réalité, qu'une simple affirmation en faveur de sa théorie et contre la nôtre. Nous avons établi, en effet, que les formes intermédiaires réclamées par M. Plate sont tous les Diotocardes, — que les Pleurotomaires sont, à ce point de vue, plus intermédiaires que les autres, parce que la fusion des deux sortes de cordons se produit partout, sauf dans les longues cornes qui prolongent les cordons palléo-pédieux — enfin que les règles d'évolution du système nerveux des Chitonidés ne peuvent raisonnablement s'appliquer aux Gastéropodes, qui forment un ordre tout différent.

b. — Il n'est pas rationnel de croire, ajoute M. Plate, que les cordons latéraux se sont enfoncés dans le pied, parce qu'ils se seraient éloignés de l'épipodium dont ils sont les centres nerveux.

Cette objection serait fondée si les cordons palléaux avaient exclusivement pour rôle d'innerver l'épipodium, mais ce n'est là qu'une de leurs fonctions accessoires, ils envoient surtout des nerfs dans les muscles pleuraux, qui

forment toute la partie supérieure du pied, de sorte qu'il est très rationnel d'admettre qu'ils sont venus se placer, en contact avec les cordons pédieux, au sein même des parties qu'ils innervent. Ce déplacement est le résultat de la transformation du pied des Chitonidés en celui, beaucoup plus isolé, de tous les Gastéropodes normaux.

c. — Si notre théorie était fondée, poursuit M. Plate, on devrait aussi trouver un sillon latéral dans les cordons du pied des Docoglosses; or ce sillon n'existe pas, ce qui prouve, une fois de plus, qu'il est causé par l'épipodium.

Tout cela serait parfaitement juste si la théorie de M. Plate était fondée, mais c'est là, précisément, ce que l'auteur aurait dû établir. Nous croyons avoir montré que le sillon n'est nullement causé par l'épipodium et, d'autre part, nous sommes loin de croire, avec M. Plate, que les Docoglosses sont des formes très primitives. Chez ces Gastéropodes, comme chez tous les autres, nous considérons l'isolement et la concentration des ganglions palléaux comme un signe manifeste de différenciation et dès lors, les cordons pédieux de ces animaux ne doivent rien avoir qui les distingue essentiellement des cordons ou des ganglions pédieux des autres Monotocardes.

d. — Si l'on admet la fusion, dit M. Plate, on est obligé d'admettre l'hypothèse que l'anastomose sus-intestinale des cordons latéraux disparaît (1).

Évidemment, c'est là, avec la formation d'une anastomose viscérale, le côté hypothétique de notre théorie. Il est fâcheux de recourir à des hypothèses mais c'est une nécessité qui s'impose toutes les fois qu'on veut éclaircir les questions de descendance. M. Plate le sait aussi bien que nous puisqu'il en a imaginé d'aussi nombreuses, sans

<sup>(1)</sup> Si l'on admet que la forme ancestrale des Mollusques avait des cordons latéraux; mais, comme nous l'avons dit plus haut, nous ne voyons nul inconvénient d'admettre que, dans cette forme, les cordons étaient libres en arrière.

compter celle du Prorhipidoglosse. Tout ce que l'on peut demander c'est que ces hypothèses soient d'accord avec les faits et c'est très certainement ce que M. Plate, comme nous, s'est efforcé de faire.

e. — Un des vices de notre théorie, observe M. Plate, serait de ne pas expliquer l'origine de la commissure viscérale ou plutôt de bouleverser complètement l'innervation primitive en enlevant aux cordons latéraux l'innervation du cœur, des branchies, de l'osphradium, des reins et des organes génitaux.

Si tel était le résultat de notre manière de voir, nous serions des premiers à la rejeter, mais ce n'est pas le cas. Lorsque le pied large et adhésif des Chitonidés se transforma en un organe de reptation pédonculé, les cordons palléaux vinrent se souder aux cordons pédieux pour se trouver au centre de la partie musculaire pleurale qu'ils avaient à innerver. Alors leurs autres nerfs (branchiaux, cardiaques, osphradiaux, etc.) se fusionnèrent pour former la commissure viscérale qui devait s'étendre dans une région du corps maintenant éloignée et bien distincte du pied. Mais il n'y a eu aucun bouleversement dans l'innervation et ces nerfs, ou plutôt les deux branches de la commissure viscérale, tirent toujours leur origine des centres palléaux.

f. — Dans notre théoric, les origines primitives de la commissure viscérale nouvellement formée seraient sur les connectifs cérébro-palléaux, de sorte que ses fibres devraient rétrograder ensuite vers les cordons pédieux.

Cela paraît invraisemblable à M. Plate et pourtant, l'exemple des Pleurotomaires nous montre que c'est la réalité. Les fibres de la commissure rétrogradent en effet, vers les centres palléaux fusionnés avec ceux du pied. Ce n'est d'ailleurs qu'une disposition primitive transitoire, qui rappelle les Chitonidés; chez tous les autres Gastéro-

podes, même chez les Diotocardes, les commissures partent des ganglions palléaux.

g. - M. Plate formule ensuite l'objection suivante que nous relevons complètement, car elle nous montre une conception du système nerveux qui a dû, plus que tout autre argument, influer sur la théorie de l'auteur : « D'après les observations qu'on a faites jusqu'ici sur les Mollusques, dit-il (901,573), on doit regarder comme invraisemblable que les ganglions pleuraux (palléaux) se soient séparés de l'extrémité antérieure des cordons du pied et aient peu à peu rétrogradé vers le haut ; car la différenciation phylétique suit toujours une marche inverse chez les animaux mous, ou, en d'autres termes, produit la fusion de centres primitivement isolés. Ainsi, chez les Bivalves, les ganglions pleuraux (palléaux) se sont réunis aux centres cérébroïdes; ainsi se manifeste également la tendance à la « concentration » des ganglions dans un bon nombre de familles d'Opisthobranches, de Prosobranches, de Pulmonés et de Céphalopodes. Pourquoi trouverait-on, ici seulement, une exception à cette loi? »

La loi de la concentration est fort juste, mais M. Plate est-il bien sûr de ne pas en avoir enfreint les règles dans ses vues sur l'évolution du système nerveux des Mollusques? Comment peut-il accorder avec elle sa conception d'un Diotocarde primordial à ganglions palléaux et viscéraux concentrés et isolés, et le système nerveux des Pleurotomaires où tous les centres palléaux sont aussi peu concentrés que possible et où les cellules nerveuses revêtent partout les commissures, sans traces de ganglions viscéraux?

Les Pleurotomaires sont issus de ce Diotocarde primitif et pourtant, leur système nerveux est infiniment moins concentré. On pourrait en dire presque autant, d'ailleurs, de beaucoup de Diotocardes actuels. Nous aurions mauvaise grâce, plus que personne, à nous

insurger contre la loi de la concentration; c'est pourquoi nous considérons les Pleurotomaires comme tres primitifs et la théorie de M. Plate comme contraire aux faits.

En réalité, M. Plate a oublié un stade important dans son énoncé de l'évolution phylétique du système nerveux et nous croyons, qu'à ce point de vue, on peut mettre d'accord tous les zoologistes: 1º Au début les ganglions ne sont pas nettement isolés et des cellules nerveuses revêtent en abondance commissures et connectifs (c'est le cas des Chitonidés et des Pleurotomaires); 2º puis les cellules nerveuses se rassemblent de plus en plus et les ganglions s'isolent franchement (c'est le cas de tous les Gastéropodes à un degré moyen d'évolution); ce processus commence à se manifester chez tous les Diotocardes autres que les Pleurotomaires, il est plus net encore chez les Docoglosses et atteint son maximum de netteté chez les Ténioglosses, les Tectibranches et les Pulmonés aquatiques les plus voisins de ces derniers); 3° une fois bien isolés, la concentration se manifeste sous une autre forme, par le rapprochement des ganglions. Mais ici, apparaissent, entre les groupes, des différences profondes : chez les Prosobranches la commissure viscérale reste longue et les ganglions viscéraux indépendants, mais tous les autres centres se rapprochent (Sténoglosses), chez les Opisthobranches et les Pulmonés la concentration par rapprochement frappe tous les ganglions, ce qui coïncide avec le raccourcissement progressif de la commissure viscérale (Nudibranches, Pulmonés).

Ainsi, la concentration est de règle absolue dans le groupe, mais elle se manifeste suivant deux modes : concentration ganglionnaire puis rapprochement des ganglions. Ces deux modes sont successifs et le tort de M. Plate, c'est d'avoir omis le premier pour s'occuper exclusivement du second.

h. - Comment M. Plate a-t-il été conduit à cette con-

ception si particulière du système nerveux? C'est ce qu'il explique fort nettement lui-même dans la dernière objection opposée à notre théorie. Ici encore, le savant zoologiste mérite d'être cité tout au long : « L'erreur principale de Bouvier et Fischer, dit-il (901, 574), consiste surtout dans ce fait qu'ils ont omis de signaler les rapports de descendance qui rattachent aux Prorhipidoglosses les Bivalves et les Scaphopodes. Puisque ces Mollusques, au moins dans leurs formes primitives, possèdent des ganglions pleuraux (palléaux) distincts, des ganglions semblables ont dû exister dans les formes ancestrales, car on ne saurait admettre qu'ils se sont développés trois fois d'une manière indépendante. Du moment que, dans les Céphalopodes dibranchiaux, des centres pleuraux (palléaux) se montrent dans la masse ganglionnaire circumœsophagienne. on doit en conclure sans conteste que la forme ancestrale des Mollusques possédait ces ganglions avant d'ètre tordue et que ces masses ganglionnaires ne se sont pas isolées, comme l'admettent les auteurs français, après l'achèvement de la chiastoneurie.»

Nous pensons, comme M. Plate, que tous les Mollusques ont une forme ancestrale commune, très voisine des Chitonidés; nous sommes même persuadés que cette forme primitive a donné naissance aux Amphineures eux-mêmes. Et c'est précisément pour cela que nous ne saurions admettre qu'elle possédait des centres palléaux isolés. Ces centres, en effet, sont extraordinairement diffus, sous la forme de cordons latéraux, chez tous les Amphineures. Ils sont bien distincts, il est vrai, chez certains Bivalves (1) et chez les Scaphopodes, mais pour tirer de ce fait les conclusions qu'en déduit M. Plate, il faudrait admettre que nous connaissons les formes archaïques de ces deux groupes et tout prouve, au contraire, que nous sommes à

<sup>(1)</sup> Voir la note de la page suivante,

ce sujet dans la plus complète obscurité. Ces animaux, en effet, s'éloignent beaucoup plus des Prorhipidoglosses que les Amphineures et les Gastéropodes, ils sont adaptés à un genre de vie tout différent et ne rappellent plus, que par un pied très modifié, les ancêtres rampants d'où ils sont issus. Entre ces ancêtres et leurs formes récentes les plus primitives, ont dû s'intercaler, à coup sûr, beaucoup de formes archaïques inconnues dans lesquelles, suivant la règle commune, le système nerveux devait être diffus. Chez les Nucules qui, pour les Bivalves, sont les formes récentes les plus primitives, les ganglions palléaux se sont isolés (1) ce qui est un premier stade de la concentration; chez les autres Bivalves ils se sont fusionnés avec les ganglions cérébroïdes, ce qui représente le second. Leur évolution, en un mot, rappelle toutà-fait celle des Gastéropodes, au moins en ce qui concerne le système nerveux.

Quant à l'argument tiré des Céphalopodes, il nous paraît dépourvu de valeur, parce que ces animaux n'ont jamais subi la torsion et qu'ils ont subi toutes leurs modifications évolutives avec la simple flexion ventrale. Les Tétrabranchiaux (Nautiles), qui sont leurs formes récentes les plus primitives, ont déjà le système nerveux bien condensé, mais pourtant les centres palléaux n'y sont pas isolés, ils forment un vaste amas continu avec les commissures viscérales, en sorte que l'argument, s'il pouvait avoir quelque valeur, se retournerait contre la théorie de M. Plate.

Nous pourrions donner en faveur de notre théorie des raisons paléontologiques et si nous ne l'avons pas fait jusqu'ici, c'est qu'on peut toujours objecter à ces raisons que les formes anciennes sont trop insuffisamment connues. Nous tenons à rappeler pourtant que les Pleurotomaires

<sup>(1)</sup> L'existence d'un triangle latéral chez les Nucules a été niée récemment par M. R. H. Burne (Proceedings of the Malacological Society of London, vol. IV, n° 6, p. 264, 1901).

paraissent être au nombre des Mollusques connus qui remontent à l'époque la plus ancienne, puisqu'un spécimen en a été signalé dans les couches à Olenellus du Cambrien inférieur. Les Céphalopodes tétrabranchiaux, au contraire, n'apparaissent que dans le Silurien, et les Scaphopodes sont encore moins anciens; quant aux Bivalves primitifs, tels que les Nucula et les genres voisins, ce sont des formes certainement fort anciennes, qui remontent peut-être même aussi loin que les Pleurotomaires.

Malgré l'incertitude de ces données de la paléontologie, la haute antiquité des Pleurotomaires est une raison, croyons-nous, pour tenir compte de leur système nerveux dans le schéma de la forme ancestrale. Il est vrai qu'il existe également des Bivalves fort anciens et que les Céphalopodes tétrabranchiaux ont du avoir des représentants avant le Silurien, mais l'organisation de ces formes ne nous est pas connue et rien ne permet de leur attribuer un système nerveux qui ne concorde point, par la diffusion de ses cellules, avec celui des Mollusques plus anciens dont on connaît la structure. Quant aux Amphineures, quelle que soit l'époque de leur apparition, ils sont restés bien plus voisins de la forme ancestrale et ils ont évolué jusqu'à nous sans jamais s'en éloigner largement.

Nous résumerons, à la fin de ce mémoire, les idées qui nous sont propres, au sujet de l'évolution des divers Mollusques à partir de la forme ancestrale.

Examen du travail de M. Woodward. — M. F. Woodward a donné une figure exacte de l'ensemble du système nerveux du Pl. Beyrichi, il a signalé la diffusion remarquable de ses cellules nerveuses sur toute l'étendue des commissures et des connectifs et a bien décrit les ganglions branchiaux; en outre il a mis en évidence un point que nous n'avions pu observer, vu les déchirures de notre animal, l'absence de ganglions viscéraux localisés. Il a reconnu aussi que les origines de la commissure viscérale, dans

le *Pl. Beyrichi*, sont situées très sensiblement aux points où nous les avions trouvés dans le *Pl. Quoyana*.

Sur toutes ces questions, nous sommes absolument d'accord avec M. F. Woodward. Il en est encore de même au suiet des cordons pédieux que l'auteur anglais tient, comme nous, de nature mixte, sur toute leur longueur. « Bien que les cordons pleuraux (palléaux) et pédieux soient, dit-il, étroitement unis, on peut toujours les distinguer les uns des autres par la présence d'un sillon qui court sur toute la longueur des cordons mixtes pleuropédieux. » (901, 242). Mais M. F. Woodward ne tient pas ces cordons pour de vrais ganglions, car ils ne renferment pas, dit il, beaucoup plus de cellules nerveuses que les connectifs correspondants, et, à ce propos, il oppose formellement sa manière de voir à la nôtre. Nous avouons bien franchement que nous ne voyons pas cette différence; les cordons ne sont évidemment pas des ganglions concentrés et jamais nous n'aurions hasardé une affirmation pareille, ce sont tout simplement de longs centres ganglionnaires, où commencent à se concentrer et où se concentreront de plus en plus les cellules nerveuses. Nous pensons, en d'autres termes, comme M. F. Woodward, car nous ne croyons pas que cet auteur ait voulu prendre ces cordons pour de simples nerfs.

En réalité, malgré la phrase que nous avons traduite plus haut, M. F. Woodward ne s'explique pas très nettement au sujet des centres palléaux car, plus loin, il voit l'origine de ces centres dans un petit amas ganglionnaire qui se trouverait aux origines de la commissure viscérale. C'est une opinion soutenable, mais vraiment, les Pleurotomaires ne sont pas propres à l'étayer bien fortement. Il y a, en effet, un petit groupement de cellules nerveuses à l'origine de la commissure sus-intestinale, mais nous n'en avons pas vu trace, dans notre exemplaire, à l'origine de la branche sous-intestinale. Ce serait là, il faut l'avouer, des indices

bien faibles de ganglions palléaux; il est plus naturel de dire, à notre avis, que les centres palléaux des Pleurotomaires ne présentent pas encore de différenciation bien sensible.

Nous ne croyons pas qu'il soit impossible d'admettre avec l'auteur (901, 258) que les Pleurotomaires (ou des formes voisines) ont servi de point de départ, d'un côté aux Archi-Ténioglosses, de l'autre aux Diotocardes, et cela d'autant moins que leurs centres cérébroïdes, par leur rapprochement assez grand, tiennent le milieu entre les ganglions des premiers et ceux des seconds.

Dans cette hypothèse, qui demanderait à être appuyée par plus d'arguments, les cellules palléales proprement dites émigreraient aux points où se trouvent les origines de la commissure et y formeraient les ganglions palléaux définitifs, ce qui est le cas des Ténioglosses — ou bien les origines commissurales se rapprocheraient des cornes palléo-pédieuses, ce qui conduirait aux Diotocardes.

En ce qui concerne les Diotocardes, nous considérons cette manière de voir comme la plus judicieuse; mais nous n'en saurions dire autant de celle relative aux Ténioglosses, car il est fort possible que ces derniers se rattachent à des Diotocardes autres que les Pleurotomaires.

Si les recherches de M. F. Woodward sur la morphologie générale du système nerveux sont suffisantes, il n'en est pas de même de celles relatives à l'innervation. Ces dernières sont très incomplètes malgré le riche matériel que l'auteur avait à sa disposition. L'occasion était singulièrement favorable, cependant, pour élucider diverses questions morphologiques de premier ordre. Nous avons pu, heureusement, combler la plus importante de ces lacunes en indiquant l'origine et la distribution des nerfs palléaux symétriques et asymétriques, mais nous n'avons pu étudier les nerfs branchiaux et M. F. Woodward ne paraît pas avoir été plus heureux que nous, ce qui est certainement fort

regrettable. Il est fâcheux également que l'auteur anglais ait consacré si peu de place à l'étude du stomato-gastrique ; sur ce point, ses figures et sa description laissent bien à désirer, mais nous ne voulons pas autrement discuter ce point et nous pensons qu'il est préférable de renvoyer le lecteur aux parties correspondantes du présent mémoire.

# Conclusions

Nous terminons ce travail en résumant les points essentiels de la phylogénie des Mollusques, telle que nous la comprenons d'après les considérations qui précèdent :

1° La forme primitive est une forme chitonidienne, avec une sole pédieuse aussi large que le corps ; elle possède plusieurs branchies et présente un anus médian et postérieur. Les Chitonidés restent à ce stade.

2º Le pied se pédonculisant, il se forme une masse viscérale spécialisée que recouvre la coquille : celle-ci s'incline naturellement en arrière et repousse l'anus en avant, ce qui produit la flexion ventrale. La pédonculisation du pied entraîne la fusion des cordons palléaux et des cordons pédieux, la formation de la commissure viscérale et la réduction du nombre des branchies.

C'est alors que se produisent les adaptations qui ont donné naissance à tous les Mollusques (sauf aux Amphineures); les Scaphopodes conservent leur longue coquille et leur pied est devenu fouisseur; — le pied tend à s'atrophier chez les Pélécypodes, qui se fixent, ou bien qui se déplacent par le mouvement de leurs valves; — les Céphalopodes deviennent nageurs et leur pied subit des modifications toutes spéciales. Chez ces trois classes de Mollusques il ne s'est produit par conséquent qu'une simple flexion ventrale et le système nerveux est resté orthoneure.

3º Mais il n'en est plus de même dans la classe des Gas-

téropodes qui sont des animaux franchement adaptés à la reptation et dont le pied aurait des lors gêné les fonctions du complexe palléo-anal; il s'est produit chez ces animaux une torsion de 180° qui a ramené le manteau, les branchies et l'anus en avant, et qui a produit une torsion correspondante du système nerveux, lequel est devenu chiastoneure.

La torsion de 180° a persisté chez les *Prosobranches*; chez les autres Gastéropodes (*Opistobranches*, *Pulmonés*) elle a été suivie d'une détorsion plus ou moins prononcée et souvent variable d'un organe à l'autre; cette détorsion n'est pas seulement phylogénétique: elle est également ontogénétique car chez les formes les plus détordues, on observe très nettement la torsion de l'embryon.

4º D'autre part, les centres nerveux, d'abord diffus, se concentrent par isolement des cellules nerveuses en certains points qui deviennent des ganglions distincts, puis par rapprochement et fusion de certains ganglions, chez les formes à système nerveux concentré. La branchie droite et le rein gauche s'atrophient, enfin la branchie qui restait disparaît chez les Pulmonés.

E. L. B. ET H. F.

# INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- 859. H. DE LACAZE-DUTHIERS. Mémoire sur le système nerveux de l'Haliotide (Haliotis tuberculata et H. lamellosa Lam.). — Ann. des Sc. nat., Zool., (4), T. XII, 247-305, Pl. IX-XI; 1859.
- 877. N. Bobretsky. Studien über die embryonale Entwickelung der Gastropoden. — Archiv f. mikrosk. Anat., B. XIII, 95-169; Taf. VIII-XIII; 1877.
- 881. J. W. Spengel. Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. — Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. — B. XXXV, 333-383; Taf. XVII-XIX; 1881.

- 882. B. Haller. Die Organisation der Chitonen der Adria, Arb. zool. Inst. Univ. Wien. B. IV, Heft 3, 4-74; Taf. I-VIII.
- 884. B. Haller. Untersuchungen über marine Rhipidoglossen (Erste Studie). - Morphol. Jahrb., B. IX, 1-98, Taf. I-VII, 1884.
- 884. F. Houssay. Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des Gastéropodes. — Arch. zool. exp. (2), T. II, 171-288, Pl. VII-XIV, 1884.
- 884. H. Wegmann. Contributions à l'Histoire naturelle des Haliotides. — Arch. zool. exp. (2), T. II, 289-378, Pl. XV-XIX, 1884.
- 885. L. Boutan. Recherches sur la Fissurelle. Arch. zool. exp. (2). T. IIIbis, 1885.
- 885. C. Hilger, Beiträge zur Kenntnis des Gastropodenauges.— Morphologisches Jahrbuch, B. X, 352-371, Pl. XVI, 1885.
- 886. W. PATTEN. The Embryology of Patella. Arbeiten Zool. Inst. Univ. Wien, T. VI, Heft 2, 1-26, Pl. I-V, 1886.
- 887. E.-L. Bouvier. Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches. — Ann. des Sc. nat. Zool. (7), T. III, 1887.
- 887. O. BÜTSCHLI. Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden, spec. der Asymmetrie im Nervensystem der Prosobranchiaten. — Morph. Jahrb. B. XII, 202-222, Taf. XI, XII, 4887.
- 887. P. Garnault. Recherches anatomiques et histologiques sur le Cyclostoma elegans. 1-152, Pl. I-IX, Bordeaux 1887.
- 888. L BOUTAN. Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle. Arch. 2001. exp. (2), T. VI, 1888.
- 889. W. H. Dall. (Report on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877-1878) and in the Caribbean Sea (1879-1880) by the U. S. Coast Survey steamer « Blake »....). XXIX. Report on the Mollusca. Part. II. Gastropoda and Scaphopoda. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, vol. XVIII, June 1889.
- 889. R. Perrier. Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches. — Ann. des Sc. nat. zool. (7), T. VIII, 61-314, Pl. V-X1II, 1889.
- 890. F. Bernard. Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. — Ann. des Sc. nat. zool. (7), T. IX, 89-404, Pl. VI-XV, 1890.
- A. Lang. Versuch einer Erklärung der Asymmetrie der Gasteropoden. — Vierteljahrschrift der Naturf. Gesellsch. Zürich, B. XXXVI, 4891.
- 892. R. von Erlanger. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gasteropoden. — Mittheil. zool. Station zu Neapel, B. X, 376-407, Taf. XXV, XXVI, 1892.

- 892. H. FISCHER. Note sur l'enroulement de la coquille des embryons de Gastropodes. — Journal de Conchyliologie, Vol. XL, 309-313, 1892.
- 892a. H. Fischer. Recherches sur la Morphologie du foie des Gastéropodes. — Bull. scient. de la France et de la Belgique. T. XXIV, 261-346. Pl. IX-XV, 1892.
- 892. P. FISCHER et E.-L. BOUVIER. Recherches et considérations sur l'Asymétrie des Mollusques univalves. Journal de Conchyliologie, Vol. XL, 147-207, Pl. I-III, 4892.
- 892\*. P. Fischer et E.-L. Bouvier. Sur l'enroulement des Mollusques univalves. Journal de Conchyliologie, Vol. XL, 234-245, 1892.
- 892. P. Pelseneer. A propos de l'asymétrie des Mollusques univalves. — Journal de Conchyliologie, Vol. XL, 229-233, 1892.
- 893. E.-L. Bouvier. Sur l'organisation des Actaeons. Comptes rendus Soc. de Biologie, 4893, 1-5.
- 893a. E.-L. Bouvier. Observations sur les Gastéropodes opisthobranches de la famille des Actaeonidés. — Bull. Soc. philom. de Paris (8), T. V, 1-8, 1893.
- 894. B. Haller. Studien über Docoglosse und Rhipidoglosse Prosobranchier, nebst Bemerkungen über die phyletischen Beziehungen der Mollusken untereinander. — Leipzig 1894.
- 894a. B. Haller. Beiträge zur Kenntniss der Placophoren. Morphol. Jahrbuch, B. XXI, 29-39, Taf. II, 1894.
- 894. K. Großben. Zur Kenntniss der Morphologie, der Verwandschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken. Sitzungsber. der kais. Akad. der Wissensch. in Wien. Math-naturw. Cl. B. CIII, 1894.
- 894. P. Pelseneer. Introduction à l'étude des Mollusques, 1894.
- 895. L. PLATE. Ueber den Bau des Chiton aculeatus. Sitz. Ber. Ges. Naturf. Freunde Berlin, 1895.
- 895. J. THIELE. Ueber die Verwandschaftsbeziehungen der Amphineuren. Biol. Centralblatt, B. XV, 1895.
- 896. R. H. Berne. Notes on the Anatomy of Hanleya abyssorum M. Sars. — Proc. Malac. Soc. London, Vol. II, Part 1, 1-13, Pl. II, 1896.
- 896. A. Goette. Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Mollusken. — Verhandl. deutsch. Zool. Ges., 6<sup>ter</sup> Jahresversamml., 155-168, 1896.
- 896. P. Pelseneer. Les reins, les glandes génitales et leurs conduits dans les Mollusques. — Zool. Anz. B. XIX, 140, 1896.
- 896. L. H. Plate. Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. — Zool. Jahrbücher (Anat.), B. IX, 162-204, 1896.
- 896°. L. Plate. Ueber einige Organisationsverhältnisse der Chitonen. Sitz. Ber. Ges. Naturf. Freunde Berlin, 1896.

- 896<sub>b</sub>. L. PLATE. Ueber die Organisation einiger Chitonen. Verhandl. deutsch. Zool. Ges., 6<sup>ter</sup> Jahresversamml. 168-176, 1896.
- 897. K. MITSUKURI. A Living Specimen of Pleurotomaria Beyrichii. Annotationes zool. japon., Vol. I, 67, 68, 1897.
- 897. P. Pelseneer. Sur la morphologie des branchies et des orifices rénaux des Chitons. — Bull. scient. de la France et de la Belgique. T. XXI, 23-30, 1897.
- 897. L. H. PLATE. Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Theil A. — Zool. Jahrb. Suppl. IV, B. 1, 1-228, Taf. I, 1897 (voir les n°s 899 et 901 pour la suite).
- 898. A. AMAUDRUT. La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques Gastéropodes. Ann. des Sc. nat. Zool., (8), T. VIII, 1-291, Pl. I-X, 1898.
- 898. E.-L. Bouvier et H. Fischer. Étude monographique des Pleurotomaires actuels. Arch. de zool. exp. (3), T. VI, 115-180, Pl. X-XIII, 1898. Journal de Conchyliologie, Vol. XLVII. 77-151, Pl. IV-VII, 1899. Bulletinof the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College, Vol. XXXII, 193-246. Pl. II-IV, 1899.
- 898. Ph. DAUTZENBERG et H. FISCHER. Note sur le Pleurotomaria Beyrichi. — Journal de Conchyliologie, Vol. XLVI, 218-224, Pl. XI, 4898.
- 898. J. Guiart. Contribution à la phylogénie des Gastéropodes et en particulier des Opisthobranches d'après la disposition du système nerveux. — Bull. Soc. Zool. de France, T. XXIV, 56-62, 1898.
- 898. A. Robert. Sur le développement des Troques. C.-R. Acad. des Sciences, Vol. CXXVII, p. 794, 1898.
- 899. L. Boutan. La cause principale de l'asymétrie des Mollusques Gastéropodes. Arch. de Zool. exp. (3), T. VII, 203-342.
- 899. C. GROBBEN. Einige Betrachtungen über die phylogenetische Entstehung der Drehung und der asymmetrischen Aufrollung bei der Gastropoden. Arb. Zool. Inst. zu Wien, B. XII, 1-20, 1899.
- 899. L. H. PLATE. Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen.

  Theil B. Zool. Jahrb. Suppl. IV, B. II, 45-216, Taf. II-XI, 1899 (voir la suite nº 901).
- 899. H. Rolle. Pleurotomaria Salmiana m. Nachrichtsblatt der deutsch. malak. Gesellsch., no 11, 12, 1899.
- 901. E.-L. Bouvier et H. Fischer. Observations nouvelles sur l'organisation des Pleurotomaires. — Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Tome CXXXII, p. 583, 4 mars 1901.
- 901a. E.-L. Bouvier et H. Fischer. Sur l'organisation interne du Pleurotomaria Beyrichi Hilg. — Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Tome CXXXII, p. 845, 4<sup>re</sup> avril 4901.
- 901. J. GUIART. Contribution à l'étude des Gastéropodes Opisthobranches et en particulier des Céphalaspides. — Mém. Soc. Zool. de France, T. XIV, 1-219, Pl. I-VII, 1901.

- 901. L. H. PLATE. Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Theil C. — Zool. Jahrb. Suppl. IV, B. II, 281-588, Taf. XIIbis-XVI, 1901.
- 901. J. THIELE. Ueber die Ausbildung der Körperform der Gastropoden. Arch. für Naturg. 9-22, 1901.
- 901a. J. Thiele. Ueber die phyletische Entstehung und die Formenentwicklung der Molluskenschale. Biol. Centralblatt, B. XXI, 275-278, 1901.
- 901. M. F. Woodward. The Anatomy of Pleurotomaria Beyrichi Hilg. — Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XLIV, 215-268, Pl. XIII-XVI, 1901.

# EXPLICATION DES PLANCHES

### PLANCHE II

Fig. 1. — Chambre palléale de *Pleurotomaria Beyrichi*, ouverte comme il est expliqué page 131. Le plufond en a été rabattu du côté droit.

Br. d branchie droite; Br. g branchie gauche; Rect. rectum;  $\alpha$  repli qui rattache la branchie droite au rectum;  $\beta$  repli qui rattache la branchie gauche au rectum; ce dernier repli a été sectionné lorsqu'on a ouvert la cavité palléale, les deux points marqués d'un astérisque \* étaient réunis avant la section; v. aff. veine branchiale afférente gauche, logée au voisinage de la branchie dans le repli  $\beta$  et sectionnée également au même point; v. ax. veine axiale du réseau respiratoire palléal; R d rein droit; celui-ci était très abîmé dans la région de son orifice  $\rho$  d; R g rein gauche,  $\rho$  g son orifice. Cette figure est grossie 1 fois 1/2.

Fig. 2. — Animal tel qu'il a été extrait de la coquille et figuré du côté droit, de grandeur naturelle.

Fig. 3. — Le même, vu par la face dorsale, légèrement grossi. Les deux bords de l'échancrure palléale ont été écartés pour mieux montrer la pointe des branchies.

#### PLANCHE III

- Fig. 4. Animal tel qu'il a été extrait de la coquille et figuré du côté gauche, grandeur naturelle.
- Fig. 5. Représentation demi-schématique de la circulation du sang autour de la cavité paliéale.
- $v.\ p.\ dr.$  veine palléale droite;  $v.\ p.\ g.$  veine palléale gauche;  $v.\ ax.$  veine axiale; x. et  $v.\ aff.\ d.$  veine branchiale afférente droite; y et  $v.\ aff.\ g.$  veine branchiale afférente gauche; x sinus veineux basilaire homologue du sinus basilarnchial;  $v.\ eff.\ dr.$  veine branchiale efférente droite;  $v.\ eff.\ g.$  veine branchiale efférente gauche;  $s.\ c.$  sinus collecteur;

 $v.\ coll.\ dr.\ veine\ collectrice\ droite;\ v.\ coll.\ g.\ veine\ collectrice\ gauche;\ or\ oreillettes;\ V.\ ventricule;\ R.\ d.\ emplacement\ du\ rein\ droit;\ R.\ g.\ emplacement\ du\ rein\ gauche.$ 

La ligné en pointillé indique les limites de la cavité palléale; les flèches indiquent le cours du sang. La couleur bleue se rapporte au sang qui se rend aux organes respiratoires (branchies et réseau respiratoire palléal); la couleur rouge se rapporte au sang hématosé qui a traversé les organes respiratoires.

Fig. 6. — Structure d'une paire de lamelles branchiales, dans la région moyenne de la branchie.

v. br. aff. veine branchiale afférente; x cordon de soutien de cette veine; v. br. eff. veine branchiale efférente; y, z cordons de soutien de cette veine; s. c. sinus collecteur; br. comm. branche commissurale de la commissure viscérale. Grossissement 7 fois.

Fig. 7. — Veine branchiale afférente ouverte pour montrer son plancher: x ses cordons de soutien, Grossissement 16 fois.

Fig. 8. — Veine branchiale efférente ouverte.  $\alpha$  son platond;  $\beta$  son plancher; y, z ses cordons de soutien. Grossissement 16 fois.

Fig. 9. — Sinus collecteur ouvert du côté interne. w les orifices efférents des lacunes du manteau (Ces orifices sont représentés trop réguliers), Grossissement 7 fois.

## PLANCHE IV

Fig. 10. — Bulbe et partie antérieure de l'œsophage. Cette préparation a été obtenue comme il est expliqué page 148.

 $m \ g$  machoire gauche; pl pointe linguale;  $L \ E$  lame élastique supportant la radule;  $B \ R$  bulbe radulaire; G gaîne radulaire;  $p \ b$  poche buccule gauche;  $l \ s$  languette supérieure;  $l \ l$  languette inférieure;  $r \ s$  repli supra-æsophagien gauche;  $r \ i$  replis infra-æsophagiens;  $b \ i$  bourrelet infra-æsophagien;  $p \ \omega s \ g$  poche æsophagienne gauche.

Fig. 11. — Cavité buccale et œsophage, ouverts du-côté droit, comme il est expliqué page 148. Grossissement 3 fois.

 $m,\ dr,\$ mâchoire droite; tam. lamelles saillantes situées au plafond de la cavité buccale;  $o.\ gl.\ s.$  orifice du conduit salivaire droit, visible dans la poche buccale droite (le repli limitant inférieurement la poche buccale droite a été écarté pour montrer cet orifice); p b poche buccale gauche : elle n'est pas bien rendue sur cette figure, le repli qui la limite inférieurement ne paraissant pas suffisamment en saillie par rapport aux lamelles (lam.) qu'il recouvre en partie; z dépression située au dessous de la poche buccale;  $s.\ p.$  sillon périlingual; ta lèvres antérieures de la languette inférieure; b prolongements latéraux de l'orifice de la gaîne raduluire; b s bourrelet supra-æsophagien; r s replis supra-æsophagiens; r point où le bord des replis infra-æsophagiens change brusquement de structure.

Les autres lettres comme dans la figure précédente.

Fig. 12. Mâchoire gauche isolée, grossie 6 fois.

Fig. 13. — Le cœur, grossi 3 fois 1/2 (le péricarde ayant été lésé en arrière, sa limite per n'est indiquée qu'en avant); V ventricule; or. d. oreillette droite; or. g. oreillette gauche; Ao aorte; Rect. rectum.

Fig. 14. — Le cœur, grossi 3 fois 1/2, ouvert pour montrer l'intérieur du ventricule et la valvule située au point de départ de l'aorte.

œs œsophage; les autres lettres comme dans la figure précédente.

## PLANCHE V

Fig. 45. — Coupe pratiquée suivant l'axe de l'œil, montrant le passage des cellules épithéliales des téguments aux cellules pigmentées de la rétine. Le fond de l'œil n'est pas représenté sur cette figure.

Fig. 16. — Un fragment de la commissure cérébroïde, pris immédiatement à droite de la ligne médiane, avec la naissance du premier nerf labial : on voit que cette commissure est incomplètement divisée par deux sillons opposés.

Fig. 17. — La bulbe b et ses rapports avec les ganglions cérébroïdes g c et les g'andes salivaires g t, s. (les deux glandes salivaires ne sont pas séparables); c, s, conduit salivaire gauche; sus int branche sus intestinale de la commissure viscérale.

Fig. 18. — Cette prépararion a été obtenue en enlevant les téguments qui formaient le plancher de la cavité palléale. La disposition générale y est la même que dans la fig 1 de la planche II, mais les dessins des organes y ont été très légèrement schématisés.

b bulbe; ql s glandes salivaires; as as as ophage; int intestin; v. p. dr. veine palléale droite; v. p. g. veine palléale gauche; v. ax veine axiale; X sinus veineux basilaire; x et v. aff. dr. veine branchiale afférente droite (le vaisseau qui réunit cette veine à la veine axiale en longeant le rectum a été exagéré par le dessinateur); y et v. aff. q. veine branchiale afférente gauche; \* points de raccordement des deux tronçons de cette veine séparés par la section du manteau; v. eff. g. veine branchiale efférente gauche (celle de droite est cachée par la branchie droite); s c sinus collecteur; v. coll. dr. veine collectrice droite; v. coll. g. veine collectrice gauche (séparée en deux tronçons par la section du manteau); or. d. oreillette droite; or. g. oreillette gauche; V ventricule; A o branche antérieure de l'aorte; R d rein droit; o d emplacement de son orifice; R g rein gauche; p g son orifice; g c ganglions cérébroïdes; c. cer commissure cérébroïde; sus int. branche sus-intestinale de la commissure viscérale; g b ganglion branchial gauche (on voit à droite le ganglion branchial droit et le point d'union de la branche sousintestinale avec la branche commissurale du côté droit); br. comm. branche commissurale (on en voit également une partie du côté droit, en arrière du ganglion branchial droit); n. visc. nerf viscéral.

Fig. 19. - Otocyste, grossi 22 fois.

Fig. 20. — Un groupe d'otolithes, grossis 235 fois.

tal migration

# PLANCHE VI

Toutes les figures de cette planche sont grossies 43 fois.

Fig. 21. - Dent impaire de la radule, vue de profil, du côté droit.

Fig. 22. - 110 dent paire.

Fig. 23. - 2° dent.

Fig. 24. - 3° dent.

Fig. 25, 26, 27. - 23° dent, vue de trois côtés différents.

Fig. 28. - 24° dent.

Fig. 29. - 25° dent.

Fig. 30 et 31. - 29° dent, vue de deux côtés différents.

Fig. 32. - 37° dent;

Fig. 33. - Extrémité de la 38° dent.

Fig. 34. - Extrémité de la 39° dent.

Fig. 35. - 40° dent.

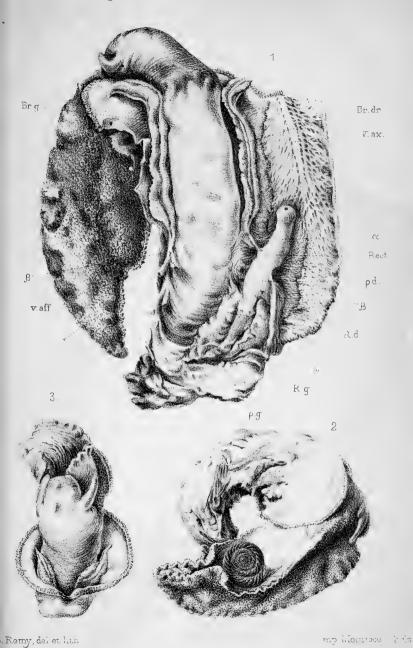
Fig. 36. - Extrémité de la 43° dent.

Fig. 37. - Extrémité de la 45° dent.

Fig. 38. - 48e dent.

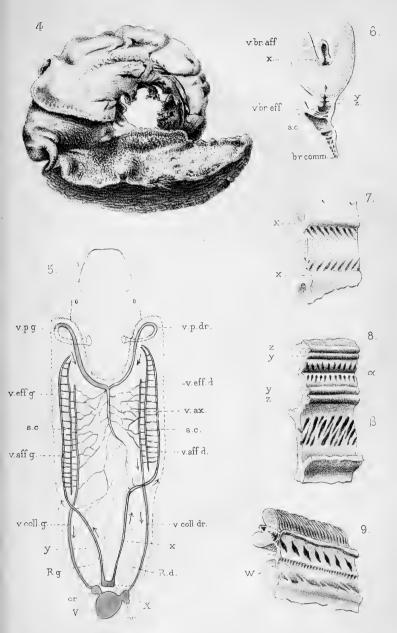
Fig. 39. - 107e dent.

Fig. 40. - 118° dent.



Anatomie it Pleurotomaria Beymchi



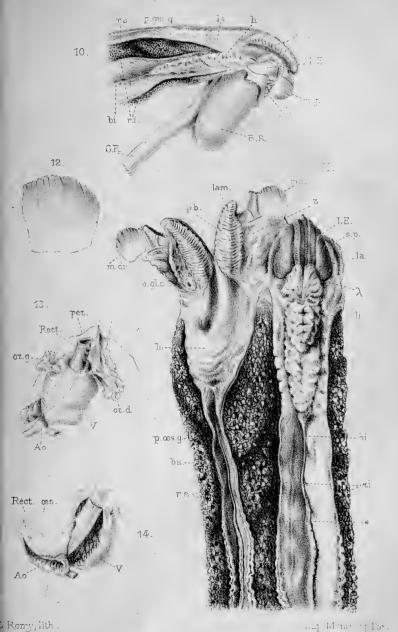


Remy, del.et lith.

Imp. Monrocq\_Paris.

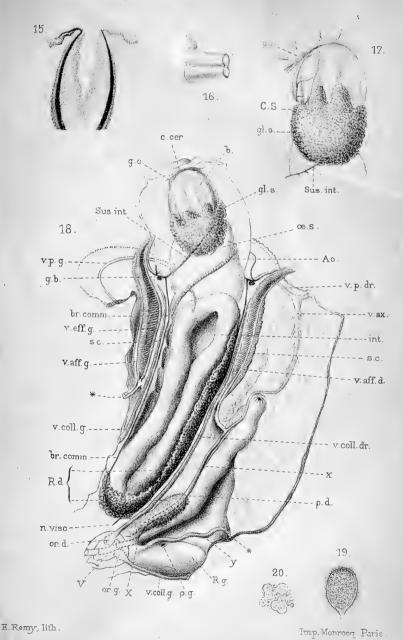
Anatomie du Pleurotomaria Beyrichi.





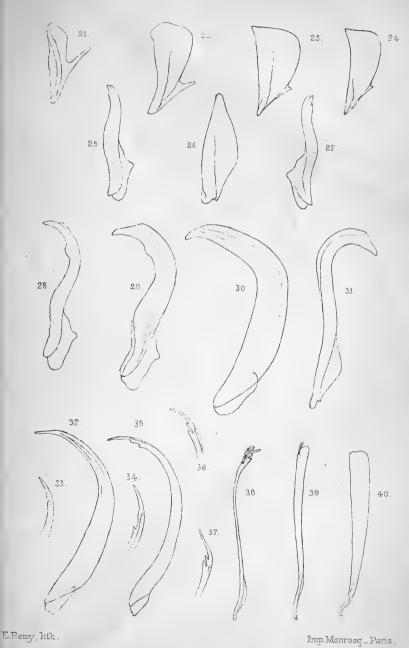
Anatomie du Pleurotomaria Beyrichi .





Anatomie du Pleurotomaria Beynchi.





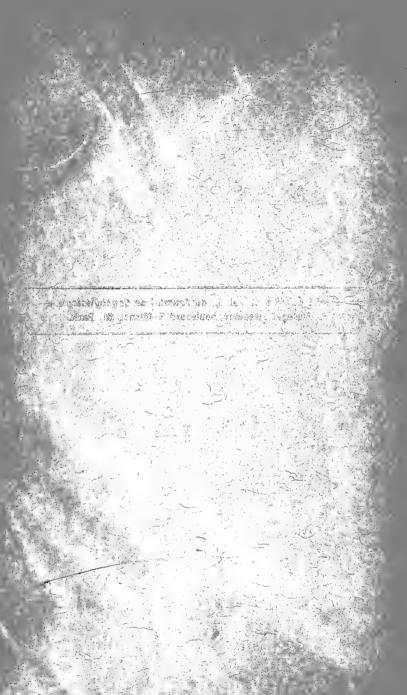
Anatomie du Pleurotomaria Beyrichi.



E // Catalon

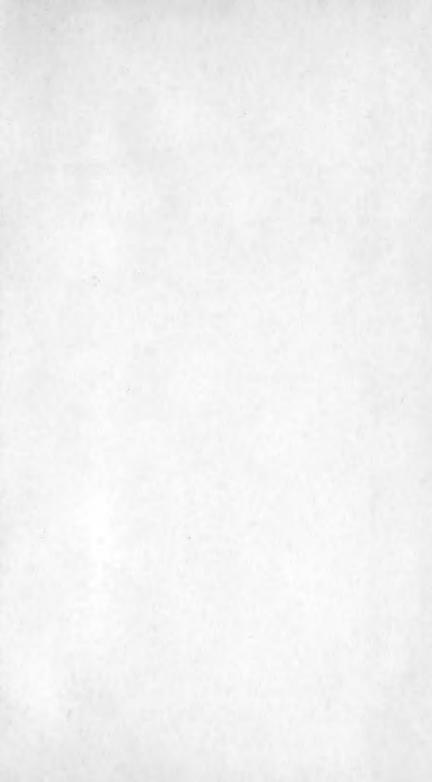


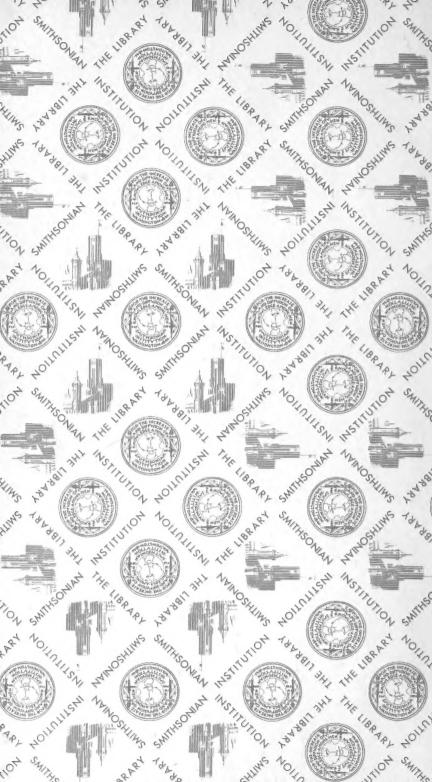
Extrait du Nº 2 du vol. L. du Journal de Conchyliologie. H. FISCHER, directeur, boulevard S'-Michel, 51, Paris.

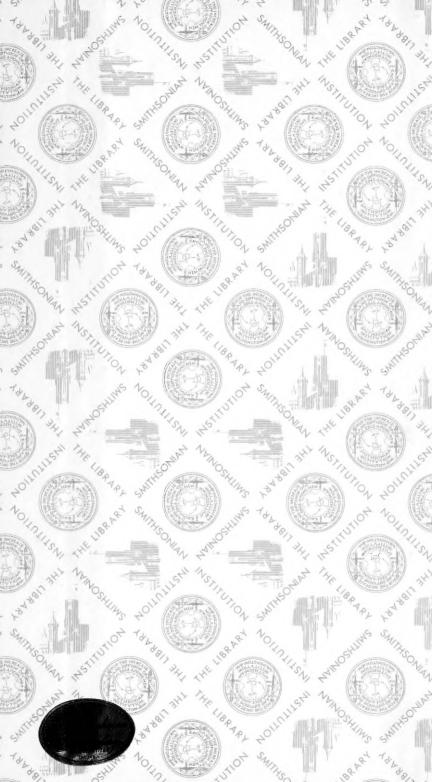












3 9088 00099 1455